УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ СТУДЕНТОВ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ПОЛЕВЫХ КУЛЬТУР

Под редакцией доктора биологических наук, профессора Е. И. Кошкина

Допущено Министерством сельского хозяйства Российской Федерации в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по агрономическим специальностям

МОСКВА «КолосС» 2005

УДК 581.1: 633(075.8)
ББК41.2я73
4-25

Авторы: д-р биол. наук, проф. Е. И. Кошкин, д.-р. биол. наук, проф. Г. Г. Гатаулина, канд. биол. наук А. Б. Дьяков, д-р с.-х. наук, проф. В. П. Беденко, д-р с.-х. наук, проф. Н. Н. Третьяков, канд. биол. наук Н. В. Пилыцикова, д-р биол. наук Т. А. Горшкова, д-р биол. наук А, А. Жученко, канд. биол. наук С. Б. Чемикосова, канд. биол. наук М.В.Агеева, канд. с.-х. наук Э. Н. Курчакова, д-р биол. наук, проф. Б. И. Гуляев, д-р биол. наук, проф. Т. К. Головко, д-р биол. наук Н. В. Пу-хальская, д-р биол. наук С. К. Темирбекова

Редактор *А. С. Максимова*

Рецензент д-р биол. наук, профессор *А. П. Примак* (РГАЗУ)

Кошкин Е. И., Гатаулина Г. Г., Дьяков А. Б. и др.
Ч-25 Частная физиология полевых культур / Под ред. Е. И. Кошкина. — М.: КолосС, 2005. — 344 с: ил. (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
ISBN 5-9532-0164-8

Изложены современные представления о физиологии формирования урожая основных полевых культур (пшеница, кукуруза, зернобобовые, подсолнечник, лен, сахарная свекла, картофель). Впервые в учебном пособии комплексно показаны биология, анатомия, физиология продукционного процесса, биохимия культуры, а также селекционно-генетические и биотехнологические подходы к повышению урожая и улучшению его качества, в том числе при действии биотических и абиотических факторов. Каждая глава посвящена конкретной культуре.

Для студентов агрономических факультетов сельскохозяйственных вузов, обучающихся по программе бакалавра, специалиста и магистра, а также аспирантов, преподавателей, научных сотрудников, работников сельского хозяйства.

УДК 581.1:633(075.8)
ББК 41.2я73

ISBN 5—9532—0164—8
© Издательство «КолосС», 2005

ПРЕДИСЛОВИЕ

По мере углубления понимания теоретических основ продукционного процесса все более ощутима недостаточность систематизированной информации по физиологии формирования урожая основных сельскохозяйственных культур. В изданных учебниках по физиологии растений подробно рассматриваются фундаментальные основы и механизмы регуляции основных функций (фотосинтез, дыхание, минеральное питание, водный режим, рост и др.), но, к сожалению, не содержится систематизированная информация по частной физиологии полевых культур, полученная за последние десятилетия. Это касается прежде всего взаимосвязи процессов формирования урожая и его качества с устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам, особенно в контексте создания трансгенных форм. Авторы данного учебного пособия попытались ликвидировать существующий пробел и написать современную книгу по физиологии растений, в которой были бы обобщены последние результаты исследований по физиологии продукционного процесса основных культур. Данное учебное пособие, первое в своем роде, заполняет межпредметную нишу между физиологией растений, с одной стороны, и растениеводством и селекцией полевых культур — с другой.

Учебное пособие подготовлено ведущими специалистами в области фитофизиологии, растениеводства и селекции. Авторами обобщен большой теоретический и экспериментальный материал за последние 30 лет, который изложен доходчиво и современно. Содержание глав соответствует программе для сельскохозяйственных вузов и базовому учебнику по физиологии растений. В книге последовательно рассматриваются особенности роста и развития, формирование и функционирование

фотосинтетического аппарата, дыхание и его роль в продукционном процессе, особенности водного обмена и минерального питания, ценотическое взаимодействие растений, селекционно-генетические и биотехнологические аспекты улучшения полевых культур. В каждой главе с использованием опыта преподавания кафедры физиологии растений МСХА изложены особенности формирования качества урожая, включая биохимические аспекты, применительно к описываемой культуре (белковый комплекс у пшеницы и зернобобовых, жир — у подсолнечника, сахар — у сахарной свеклы, крахмал — у картофеля и др.).

Глава 1
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Сравнение современных высокопродуктивных сортов с их культурными и дикими сородичами позволяет понять, активность каких процессов изменилась в ходе селекции, насколько их можно модифицировать в будущем и какие другие функции можно усовершенствовать. Этот подход часто используют для идентификации признаков, положительно коррелирующих с урожайностью. Однако сорта, как правило, отличаются не одним, а многими признаками, и среди них трудно выделить один-единственный, вносящий решающий вклад в повышение урожайности. При включении же в сравнительно-физиологические исследования диких видов и их сородичей появляются более широкие возможности для выявления лимитирующих звеньев продукционного процесса, чем при сравнении только сортов. Это оказалось достаточно эффективным, например, при оценке эволюционной динамики таких параметров, как интенсивность фотосинтеза (ИФ), площадь флагового листа, длительность функционирования фотосинтетического аппарата и $К_{хоз}$ у пшеницы (рис. 1,2).

При улучшении культур, особенно при выведении сортов, устойчивых к болезням, вредителям, стрессорам или отличающихся лучшими параметрами качества урожая, селекционеры манипулировали многими генами. Однако относительно мало генов было использовано при селекции на высокую продуктивность, поскольку они не были идентифицированы. Так, используя полигенную селекцию в течение многих лет, удалось снизить высоту соломины у зерновых. И как только с началом внесения высоких доз азотных удобрений возникла необходимость в короткостебельных сортах, соответствующие гены были эффективно использованы. В настоящее время технология рекомбинантных ДНК существенно облегчает задачу по вычленению влияния отдельных генов на урожайность. Сравнение изогенных линий в этой связи может быть весьма полезным, хотя и окончательно не решает проблему. В качестве примера можно рассмотреть признак остистости у зерновых.

Ости, с одной стороны, могут увеличивать фотосинтез колоса, являясь важным источником ассимилятов для верхушечных колосков, особенно в засушливых условиях. С другой стороны, они конкурируют за ассимиляты с развивающимися соцветиями.

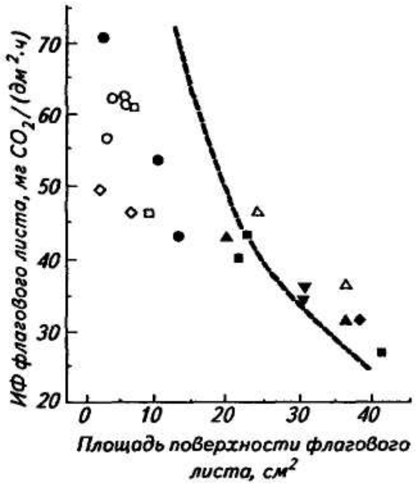


Рис. 1. Связь между ИФ и площадью флагового листа у видов пшеницы и их диких сородичей: ○ — Triticum boeoticum, ● — Tr. monococcum, Δ — Tr. dicoccoides, ▲ — Tr. dicoccum, ▼ — Tr. durum, ♦ — Tr. spelta, ■ — Tr. aestivum; ◊ — Aegilops speltoides, □ — Ae. squarrosa. Пунктирной линией показана зона одинакового фотосинтеза листа

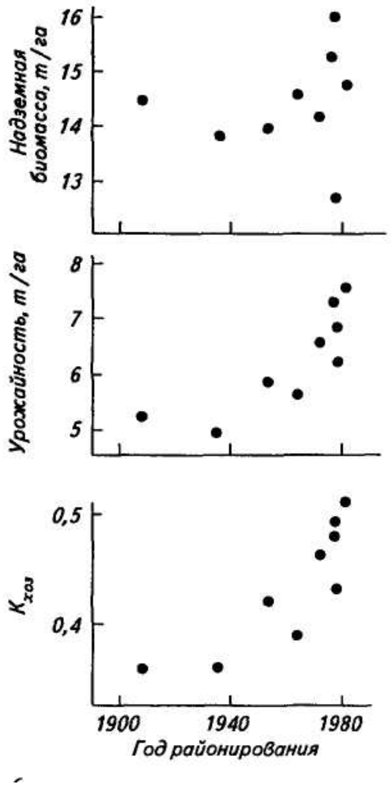


Рис. 2. Надземная биомасса, урожайность и $К_{хоз}$ у сортов озимой пшеницы разных лет селекции (Austin et al., 1980)

У остистых форм в сравнении с безостыми число зерен может быть меньше, а масса зерновки больше. Температура воздуха и, соответственно, листьев в посевах остистых форм обычно ниже, и растения менее склонны к полеганию. Вместе с тем такие посевы менее эффективно используют влагу, они часто подвержены заболеваниям и прорастанию на корню. Другой яркий пример — ген, снижающий способность ячменя синтезировать абсцизовую кислоту (АБК) в ответ на водный стресс. При этом одновременно уменьшается активность нитрат-редуктазы и возрастает зависимость растений от обеспеченности молибденом. Подобный разнонаправленный эффект делает невозможным вычленение результирующего эффекта непосредственно данного гена на урожайность.

Аналогичные сложности возникают и при взаимодействиях основных генов с генетическими структурами, которые вводятся в улучшаемое растение. Например, ген, определяющий форму листа в хлопчатнике, увеличивает урожайность одних сортов и не влияет заметно на урожайность других. Влияние остистости, как и генов карликовости, на урожай-

ность зерновых, в частности пшеницы и ячменя, также сортоспецифично. Аналогично этому экспрессия гена мужской стерильности у риса контролируется температурой у одного сорта и фотопериодом у другого.

Влияние некоторых основных генов на урожайность зависит также от условий среды, как в случае с остистостью и высотой соломины у пшеницы. Подобная экологическая зависимость действия основных генов на урожайность характерна, видимо, для многих из них. В связи с этим, даже когда действительно изогенные линии, отличающиеся только одним геном, используют в сравнительно-физиологических исследованиях, физиологи растений могут прийти к неверному выводу о влиянии отдельного гена на урожайность.

1.1. Донорно-акцепторные отношения

Как пример сложности процессов формирования урожая рассмотрим вопрос о том, что лимитирует дальнейшее повышение урожайности у полевых культур — донор или акцептор ассимилятов. Заметим, что для большинства культур характерно несколько доноров ассимилятов и несколько зачастую конкурирующих акцепторов, каждый со своим механизмом аттрагирования ассимилятов.

1.1.1. Регуляция фотосинтеза активностью акцептора

Снижение аттрагирующей способности акцептора приводит к падению ИФ у сортов сои, пшеницы, гибридов кукурузы. Хотя ИФ с усилением спроса на ассимиляты у высокопродуктивных гибридов кукурузы возрастает и снижается достаточно быстро после удаления акцептора (початка), различия между гибридами в скорости реутилизации азота из листьев и падения ИФ сохраняются даже после удаления початка. Следовательно, спрос на ассимиляты, видимо, является не единственным внутренним фактором, влияющим на ИФ.

Вместе с тем удаление главного акцептора у пшеницы, овса и сои при наличии альтернативного акцептора не приводит к падению ИФ. Удаление части зерен из колоса пшеницы снижает ИФ флагового листа, только если одновременно удаляются побеги кущения. При сохранении же последних ИФ снижалась незначительно. Не обнаружено также влияния ингибирования экспорта ассимилятов из листа фасоли на ее ИФ при низком уровне последней, поскольку требуется достаточно много времени, чтобы накопить ингибирующий пул ассимилятов в листе. Вышесказанное подтверждает вывод о том, что ИФ у многих культур определяется аттрагирующей способностью акцептора, снижаясь по мере уменьшения спроса на ассимиляты.

Повышение же спроса на ассимиляты может оказывать двойственное влияние на старение и соответственно на ИФ листьев. Это зависит от того, что требуется растению больше всего в этот момент — углеводы или азот. Если требуются углеводы, то ИФ верхних листьев может увеличиваться, а если реутилизируемый азот, как у бобовых, то ИФ может даже уменьшаться. Регуляция ИФ по принципу обратной связи наблюдается и в полевых условиях, что подтверждают следующие факты.

1. Чем ближе расположены донорные листья к плоду, тем выше ИФ.

2. Онтогенетическая динамика ИФ может отражать в том числе и аттрагирующую способность листьев. Так, первый пик ИФ у гороха и сои отмечается в период усиленного удлинения бобов, а второй — ускоренного роста семян (см. рис. 8). У пшеницы ИФ может снижаться непосредственно перед началом активного роста зерновок, когда альтернативные акцепторы ассимилятов практически неактивны, в последующем ИФ достаточно резко возрастает. Подобно этому увеличение ИФ у картофеля, как правило, совпадает с активным ростом клубней.

3. ИФ листьев у многих культур при повышении освещенности и концентрации CO_2 сначала возрастает, а через несколько часов постепенно снижается до первоначального уровня.

4. Теплые ночи и соответственно относительно быстрый рост бобов (больший экспорт ассимилятов из донорных листьев) у сои в полевых условиях активизируют ИФ листьев в последующий световой период; прохладные ночи, наоборот, замедляют скорость роста зерновок риса и использование ассимилятов, что обусловливает снижение ИФ на следующий день.

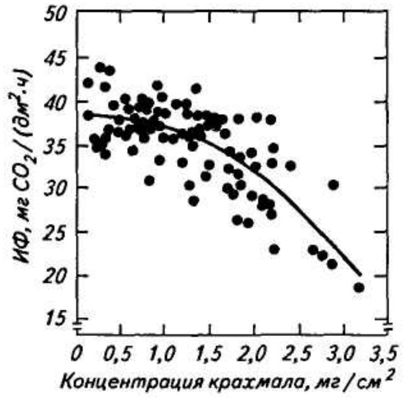


Рис.3. Связь между концентрацией крахмала в первом тройчатом листе 20-дневного растения сои и ИФ после 13-часового фотосинтеза

5. Сортовые различия по ИФ в генеративной фазе, установленные на пшенице, рисе, сое и гибридах сорго, отражают главным образом различия в аттрагирующей способности плодоэлементов.

Таким образом, различия между сортами по ИФ скорее могут являться следствием, а не причиной разной урожайности сортов. Механизмы, вовлеченные в подобную фотосинтетическую регуляцию, зачастую противоречивы. Ответная реакция иногда проявляется в течение одного часа, как у кукурузы и пшеницы, или через день и даже позже. Быстрая

ответная реакция связана с изменениями устьичной проводимости, главным образом нижней поверхности листа. Изменение мезофиль-ной проводимости происходит медленнее, с некоторым запаздыванием по сравнению с устьичной проводимостью. Увеличение содержания крахмала в листьях сои свыше определенного критического уровня часто отрицательно коррелирует с ИФ (рис. 3). Вместе с тем у пшеницы ингибирование фотосинтеза связано с избыточным общим содержанием углеводов в листе. Приведенные выше данные показывают, что степень ингибирования фотосинтеза по принципу обратной связи зависит от вида, сорта и условий выращивания культуры.

1.1.2. Лимитирование фотосинтеза донором

Нормальные донорно-акцепторные отношения. Обычным аргументом в пользу гипотезы лимитирования урожая донором у целого ряда культур, в том числе сои и пшеницы, служит образование значительно большего числа соцветий, чем необходимо для формирования урожая. Это требуется для выживания при возможном наступлении стрессов и заболеваниях. Противники этой гипотезы утверждают, что культуры часто формируют избыточную площадь листьев к фазе цветения, но это необходимо для эффективного налива зерна в конце генеративной фазы. Еще одним доказательством того, что донор ассимилятов лимитирует урожайность, является тесная связь индекса листовой поверхности (ИЛП), фотосинтетического потенциала (ФП) и хлорофилльного потенциала (ХЛ) с урожайностью. Однако во всех приведенных случаях коэффициент регрессии выше при низких значениях ФСП и урожайность преимущественно определяется величиной ФСП не за весь вегетационный период, а в генеративной фазе.

Компенсация урожая. Еще одним веским аргументом в пользу лимитирования урожая донором является хорошо известный феномен компенсации разных элементов урожая. Так, в опытах с ячменем установлена полная компенсация как урожайности зерна, так и надземной массы в широком диапазоне густоты посева от 50 до 800 растений на 1 м^2. При минимальной густоте растений компенсация урожая достигалась за счет увеличения числа колосьев на растении в 8,2 раза, числа зерен в колосе в 1,6 раза, массы 1000 семян в 1,2 раза. В результате масса зерна с одного растения оказалась в 15,7 раза выше, чем при максимальной густоте. Это фактически равно кратности разницы по густоте посева в крайних вариантах выращивания (800 : 50 = 16).

Однако подобная компенсация наблюдается не всегда. Так, уменьшение густоты стеблестоя у высокопродуктивной кукурузы на 2/3 за несколько недель до выметывания метелки привело к снижению урожая на 50 %, несмотря на увеличение числа зерен на

оставшихся растениях и массы зерновки соответственно на 28 и 9 %. Схожая тенденция отмечена также у сорго. Удаление цветков с верхней зоны метелки, где начинается цветение и соответственно формируются более крупные зерновки, приводит к значительной потере урожая. Потеря же 20 % цветков из основания метелки у сорго, напротив, практически не сказывается на общем урожае с одного растения.

Способность компенсировать потерю части зерновок в колосе у пшеницы за счет оставшихся зерен в разных опытах различается: от практически полного отсутствия эффекта (сорта ранней селекции), что предполагает отсутствие запасающей емкости у оставшихся зерновок до прогрессивного увеличения их массы, причем тем сильнее, чем меньше зерен оставалось в колосе (современные сорта). Однако полной компенсации, тем не менее, не происходит, даже при удалении цветков, т. е. на достаточно раннем этапе. В опытах с детерминантной соей, наоборот, сильное снижение числа бобов на растении полностью компенсировалось увеличением числа зерен в бобе и массы одной зерновки.

Приведенные ранее данные по сорго, пшенице и сое указывают не только на крайне ограниченные возможности для компенсации урожайности. Очевидно, еще какие-то иные процессы, чем только доступность ассимилятов, контролируют урожайность. Установлено, например, что количество клеток эндосперма у оставшихся зерен при частичной стерилизации колоса у пшеницы увеличивается задолго до начала быстрого видимого роста зерновок. Интересно, что селекция на крупность зерновок у пшеницы отрицательно коррелирует с числом цветков в колоске и зерен в колосе, хотя эти признаки детерминируются задолго до определения конечных размеров зерновки.

Увеличенный донор. Наиболее простым доказательством того, что донор является лимитирующим фактором, служат опыты, в которых показано увеличение урожая в результате повышения фотосинтеза при высокой освещенности и концентрации CO_2. Обогащение CO_2 повышает урожайность многих культур, но в связи с дискуссией о донорно-акцепторных отношениях исключительно важен вопрос о том, в какой фазе развития растения CO_2 оказывает максимальное влияние на урожайность. Если это происходит перед цветением, то запас накопленных ассимилятов для последующей реутилизации в генеративной фазе определяется фотосинтезом и именно реутилизация реально более заметно лимитирует урожай. Если же это наблюдается в генеративной фазе, активность донора ассимилятов, т. е. фотосинтез листьев, для роста зерновок оказывается более сильным лимитирующим фактором.

Второй случай встречается наиболее часто, особенно в благоприятных условиях. Однако роль донорно-акцепторных отношений в формировании урожая в значительной мере определяется условиями выращивания культуры, каждое из которых в той или

иной мере может ограничивать урожай. Например, урожай пшеницы не реагирует на повышенную концентрацию СО2 при пониженных температурах воздуха ни в какой фазе развития, но возрастает при высоких температурах. Улучшение освещенности верхней трети профиля посева высокоурожайных гибридов кукурузы с помощью специальных отражателей перед цветением початка и сразу после него увеличивает урожай сильнее, чем во время роста зерновок, главным образом благодаря увеличению числа зерен в початке и массы апикальных зерен. Подобные результаты получены также при прореживании посевов кукурузы и пшеницы в поле, что улучшает радиационный режим и соответственно продуктивность одного растения.

1.1.3. Лимитирование акцептором

Уменьшенный акцептор. Снижение размеров акцептора ниже определенного уровня, как правило, снижает урожайность. Однако одновременно может происходить некоторое компенсаторное увеличение элементов урожайности, детерминируемое на более поздних фазах развития. Поэтому интерпретация случаев с удалением части акцептора также осложняется контролем фотосинтеза по принципу обратной связи, приводящим к снижению ИФ или ускоренному старению листьев.

Нормальный баланс. Одним из доказательств того, что донор не полностью лимитирует урожай, является наличие зачастую достаточно значительного количества резервов углеводов в растениях при уборке, как, например, у кукурузы, выращиваемой на низких широтах. Другой не менее интересный факт — часть листьев все еще остается зеленой и фотосинтетически активной, когда рост зерновки уже тормозится, как, например, у пшеницы и кукурузы. Ингибирование фотосинтеза по принципу обратной связи, как правило, предотвращает подобную ситуацию. Однако наличие указанного факта предполагает, что продолжительность функционирования акцептора у некоторых культур по меньшей мере лимитирует урожайность. Кроме того, тот факт, что ИФ культуры часто увеличивается с усилением роста генеративных органов, предполагает, что при наличии большей аттрагирующей способности донор мог бы быть более активным.

Усиленная активность акцептора. Как отмечалось ранее, повышение концентрации CO_2 или освещенности увеличивает урожай сильнее всего при их действии до фазы цветения. Именно тогда определяется потенциальная запасающая емкость культуры, зависящая также от генотипа. Влияние генотипа лучше всего можно продемонстрировать в опытах с прививками, особенно клубне- и корнеплодов. Например, размер клубня картофеля и содержание крахмала не зависели от массы ботвы, т. е. урожай был лимитиро-

ван преимущественно активностью акцептора. Этот вывод подкреплен также при прививке низкоурожайного сорта сладкого картофеля на высокоурожайный. Эти опыты показали широкий спектр активностей донора и акцептора и их соотношений. При этом у одних сортов обнаружена высокая активность донора и низкая — акцептора, а у других — наоборот. Урожай теснее коррелирует с активностью акцептора, чем донора. Однако для получения высоких урожаев необходима высокая активность как донора, так и акцептора.

Приведенные данные показывают, что как донор, так и акцептор не являются независимыми детерминантами урожая и оба могут в определенной мере его лимитировать. Некоторые модели продукционного процесса допускают это. При этом предполагается, что единый общий пул сахаров контролирует как ИФ листа, так и скорость роста плодоэлемента. Если масса последнего растет с повышением концентрации сахаров в пуле на фоне снижения ИФ, данная культура не может функционировать при полной активности донора и акцептора, так как уровень концентрации сахаров, увеличивающий одну скорость, минимизирует другую. Однако уровень сахаров в листьях может и не быть фактором, регулирующим фотосинтез, и поскольку загрузка флоэмных окончаний является активным процессом, низкое содержание сахаров в фотосинтезирующих тканях может быть связано со значительно более высоким их уровнем в запасающих тканях. Поэтому предположение о существовании общего пула сахаров для донора и акцептора представляется маловероятным.

Таким образом, причины того, что донор и акцептор одновременно лимитируют урожай, можно искать везде. Лимитирование донором и акцептором может меняться даже в течение суток по мере изменения освещенности, влияющей на ИФ (донор), и температуры, воздействующей на рост плодоэлемента (акцептор). У современных районированных сортов, адаптированных к условиям выращивания, донорно-акцепторные отношения, видимо, достаточно хорошо сбалансированы, за исключением случаев действия экстремальных биотических и абиотических факторов. Поэтому дальнейшее увеличение потенциала урожая возможно за счет одновременного усиления активности как донора, так и акцептора. Рассмотрим сначала изменение активности донора.

1.2. Фотосинтез

Повышение ИФ возможно как генетическим путем, так и благодаря совершенствованию агротехники, хотя этого может быть и недостаточно для увеличения урожайности. Существует заблуждение, что фотосинтез неэффективен, так как только малая доля падающей радиации используется на формирование урожая, а также

потому что есть некоторые процессы, в частности фотодыхание, которые просто бесполезны. На самом деле при своей максимальной эффективности поглощения солнечной энергии процесс фотосинтеза сравним с лучшими фотоэлектрическими устройствами. Что же касается бесполезности фотодыхания, то оно может носить приспособительный характер. ИФ являлась предметом длительного естественного отбора, но тем не менее селекционеры должны ее улучшать. Ферменты, структуры и регуляторные процессы, вовлеченные в фотосинтез, могут быть более эффективными подобно другим фундаментальным метаболическим процессам.

1.2.1. Внутривидовые различия по ИФ

Пшеница. Сортовые различия по ИФ флагового листа у пшеницы наиболее заметны при сравнении современных сортов с их дикими сородичами. Преимущество последних, особенно диплоидных форм, по ИФ сочетается с меньшей в сравнении с остальными формами площадью флагового листа, большей скоростью старения и более высоким содержанием N на единицу площади листа. Содержание азота, в свою очередь, положительно коррелирует как с удельной поверхностной плотностью (УПП) листа, так и с ИФ на насыщающем свету ($ИФ_{макс}$). Более высокая $ИФ_{макс}$ у диплоидов сочетается с меньшим устьичным и остаточным сопротивлением диффузии CO_2 и большей плотностью устьиц, что может дать преимущество в аридных условиях. В целом ИФ снижается от диких диплоидов к современным сортам на фоне увеличения размеров клеток мезофилла, числа хлоропластов и активности РБФК в расчете на клетку, за исключением *Triticum dicoccoides,* у которой высокая ИФ сочетается с достаточно крупным флаговым листом. Таким образом, повышение урожайности современных сортов пшеницы в сравнении с дикими предшественниками или сортами ранней селекции не связано с повышением ИФ.

Кукуруза. Селекция на быстрый рост у проростков кукурузы сопровождалась снижением ИФ при одновременном увеличении скорости нарастания площади листьев. Возвратная селекция на высокую урожайность, как правило, не затрагивает ИФ, что показано на 64 инбредных линиях. Некоторым исследователям удалось обнаружить более высокую ИФ у современных гибридов на фоне изменения высоты растений, продолжительности периода до цветения, но урожайность при этом достоверно не увеличивалась.

Соя. Межсортовые различия по ИФ у сои положительно коррелируют с содержанием хлорофилла, азота и числом хлоропластов, но отрицательно — с площадью листьев и урожаем. В сравнительных исследованиях растения, выращенные из крупносемян-

ных сортов, как правило, имели более крупные листья, меньшую ИФ, но больший урожай. В то же время ИФ в период интенсивного налива бобов положительно коррелирует с урожаем, что, видимо, отражает влияние аттрагирующей силы акцептора на ИФ. Следует особо подчеркнуть, что ранжирование сортов по ИФ в онтогенезе может меняться. Целенаправленная селекция на высокую ИФ в целом возможна, но урожайность и скорость роста F_7-линий с высокой и низкой ИФ — практически не различались.

Горох. ИФ у генотипов гороха варьирует и достаточно хорошо наследуется. Однако когда шесть генотипов гороха, отобранных на высокую или низкую ИФ, сравнивали в полевых условиях, скорость накопления биомассы посева и урожай были выше у генотипов с низкой ИФ в один год исследований, а в другой — разница в ИФ не была связана с индексом листовой поверхности (ИЛП), а относительная скорость роста (ОСР) положительно коррелировала с ИФ.

Картофель. В опытах с 18 клонами картофеля обнаружена высокая положительная корреляция между фотосинтезом листа (ИФ × площадь листа) и урожаем клубней.

Райграс. Различия между генотипами райграса по ИФ обнаружены как при насыщающей фотосинтез освещенности, так и при лимитирующей, причем преимущество по ИФ в различных условиях имеют разные генотипы. Интенсивность фотосинтеза на насыщающем свету отрицательно коррелирует с размерами клеток мезофилла, и селекция на мелкоклеточность приводит к увеличению чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ), но снижает относительную площадь листьев (ОПЛ), рассчитываемую как отношение площади листьев растения к его массе. В результате относительная скорость роста практически не изменяется. Однако селекция на мелкоклеточность приводит к образованию более крупных семян, давая преимущество в стартовом росте и в конечной надземной биомассе. Генотипические различия по ИФ обнаружены также при высокой концентрации CO_2.

Таким образом, по мере селекционного повышения потенциальной урожайности ИФ не увеличивалась. Более того, в большинстве случаев ИФ диких предшественников современных сортов полевых культур оказалась выше, т. е. скорость фотосинтеза непосредственно не лимитировала урожайность и эти параметры коррелировали между собой даже отрицательно.

Если обнаружена положительная корреляция, ИФ определяли в генеративной фазе (рост зерновки или налив бобов), когда существенную роль играла аттрагирующая сила акцептора. Необходимо подчеркнуть, что целенаправленная селекция на высокую ИФ не приводила к повышению урожайности, а в некоторых случаях (кукуруза, горох, люцерна) даже снижала ее. Кроме того, такая селекция может затронуть другие параметры культуры. Например,

селекция зерновых на высокие ИФ и УПП листьев часто связана не только с большей толщиной листовой пластинки, но и с большей ее эректоидностью и с меньшим числом более крупных побегов. Итоговый эффект этих изменений зависит от густоты посева и условий выращивания. Наблюдается явный парадокс — у большинства культур имеется значительная вариация по ИФ, которая хорошо наследуется, и поэтому достаточно легко вести селекцию на высокую ИФ. Вместе с тем увеличение ИФ путем повышения освещенности и концентрации СО2 ведет к увеличению урожайности, а генетическое повышение — нет. Этот парадокс был неправильно понят Зелитчем, который предположил, что это игнорирует положительную связь между урожаем и ИФ, определяемой факторами среды. Прояснить этот парадокс можно, лишь доказав в будущем, что селекция на высокую ИФ вносит вклад в увеличение урожайности.

1.2.2. Связь между ИФ и площадью листьев

Как уже отмечалось, ИФ в большинстве случаев (но не всегда) отрицательно коррелирует с площадью листьев, что было продемонстрировано на 16 полевых культурах с коэффициентом корреляции, равным, например, у сои 0,94. Сортовые различия по площади листьев и ИФ у культур не являются независимыми переменными, и их взаимная компенсация представляет главный фактор фотосинтетического парадокса.

Несколько элементов этих компенсаций играют важную роль в экологической адаптации. В пределах культуры доли сухой биомассы и N, приходящиеся на лист, не варьируют существенно в зависимости от генотипа, при условии что растения не сильно различаются по массе и габитусу. Установлена зависимость ОПЛ от УПП для большого числа диких и культурных генотипов риса в широком диапазоне условий выращивания, когда 46 % сухой массы растения сосредоточено в листьях с некоторыми колебаниями этого параметра, определяемого массой растений. Тем не менее следствием большей площади листьев являются меньшая сухая масса и меньшее количество N и соответственно сниженное количество РБФК и других фотосинтетических белков, приходящихся на единицу площади листа в сочетании с пониженными значениями ИФ. Этот феномен известен как «эффект разбавления».

Относительное преимущество любого сочетания ИФ и площади листьев зависит от фазы развития растений, густоты посева и погодных условий. На более ранних фазах развития при низком ИЛП нарастание площади листьев для увеличения поглощения ФАР по меньшей мере компенсирует падение ИФ. В густых же посевах корреляция между площадью листьев и урожаем будет

слабее, а с ИФ — сильнее, что было продемонстрировано, в частности, на кормовых бобах. Таким образом, онтогенетическая динамика от крупных листьев с низкой ИФ в ранние фазы онтогенеза к мелким листьям с высокой ИФ при смыкании междурядий в посеве может быть более предпочтительной. Подобная тенденция в некоторой степени наблюдается у зерновых, в частности у пшеницы и кукурузы, в сочетании с изменением положения листьев от горизонтального к вертикальному по мере увеличения площади листьев в онтогенезе растений в посеве. Однако неизвестно, в какой мере это коррелирует с высокой продуктивностью.

Еще одной причиной отбора форм с более крупными листьями, а не с более высокой ИФ является положительная корреляция между размерами листа и плодоэлемента (зерновки). Это хорошо показано на сортах пшеницы и ее диких сородичах. Частично это связано с переходом от диплоидов к гексаплоидам, но в большей степени — от диких форм к диплоидам. Более крупные зерна соответствуют также большей площади листьев и меньшей ИФ у сои и кормовых бобов, где нет изменений в плоидности. Таким образом, установленная закономерность связана не только с плоидностью листьев.

Параллельные изменения размеров клеток листьев могут быть одной из причин подобных аллометрических связей. Однако проекционная площадь клеток мезофилла в процессе селекции у пшениц увеличилась лишь вдвое, слабо коррелируя с площадью поверхности листьев. Масса эндосперма у зерновки при этом практически не изменилась. Наряду с увеличением размеров клеток в результате нарастания плоидности более существенный вклад в увеличение площади листьев и снижение ИФ у пшеницы внесло увеличение числа клеток, приходящееся на единицу площади листа. Отрицательная корреляция между размерами клеток мезофилла и ИФ установлена наряду с пшеницей и у других культур.

Селекция на размеры клеток мезофилла листа у райграса приводила к компенсационным эффектам по площади листьев и ЧПФ. Размеры устьиц и их плотность при этом также варьировали в зависимости от размера клеток. Так, отбор форм с низкой плотностью расположения устьиц с целью снижения водопотребления у ячменя привел к обратным результатам, поскольку параллельно, благодаря более крупным клеткам, увеличивались размеры устьиц, площадь листьев и замедлялось их старение. Таким образом, вследствие комплексной реакции растения селекция на какой-то один показатель затрагивала целую цепь изменений, приводя к противоположным нашему ожиданию результатам. Аналогичная ситуация наблюдалась при селекции на высокую ИФ, приведшей к снижению урожая пшеницы, или селекции на крупность листьев, в результате чего замедлялось их появление (развертывание).

Вместе с тем оптимальный размер листа зависит также от уровня освещенности и доступности минерального питания и воды, которые в свою очередь влияют, как и другие факторы регуляции фотосинтеза, на относительный вклад сопротивления прилистного слоя и устьичного сопротивления диффузии CO_2.

1.2.3. Связь ИФ с продолжительностью функционирования листа

Повышение урожая у современных сортов в сравнении с сортами ранней селекции обусловлено большей продолжительностью фотосинтетической деятельности, количественно характеризуемой фотосинтетическим потенциалом (рис. 4). Отрицательная корреляция между максимальными значениями ИФ и ФП установлена в сравнительных исследованиях диких форм и современных сортов пшеницы, ранне- и позднеспелых сортов сои, но не гибридов кукурузы или генотипов райграса. Однако как у пшеницы, так и у сои более продолжительная фотосинтетическая деятельность форм с низкой ИФ обусловлена более высокой аттрагирующей способностью растущих плодоэлементов. Последняя может оказывать разнообразное влияние на длительность функционирования фотосинтетического аппарата в зависимости

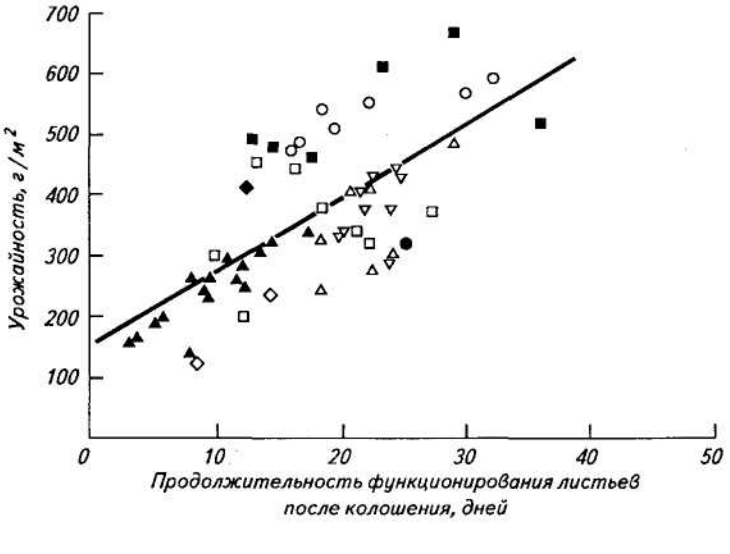


Рис.4. Зависимость зерновой продуктивности пшеницы от продолжительности функционирования листьев после колошения в различных условиях выращивания (Evans et al., 1915)

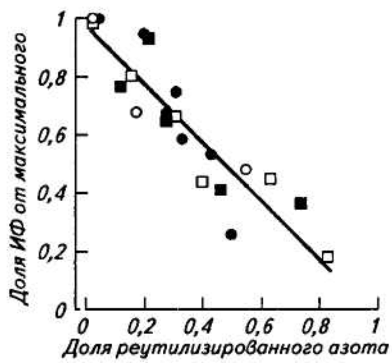


Рис. 5. Связь между скоростью фотосинтеза (% от максимального) и долей реутилизированного из флагового листа азота (символы характеризуют разные уровни азотного питания, заштрихованные — более высокие дозы азотного удобрения)

от относительных скоростей запасания углеводов, жиров или белков в плодоэлементе, а также азотного питания культуры. При доминировании накопления углеводов на фоне благоприятного азотного питания спрос на ассимиляты со стороны акцептора

(зерновки) может продлить фотосинтетическую деятельность листа. Если же происходит интенсивное накопление белков в зерне, а содержание азота в листьях низкое, активизируется реутилизация азота из листьев, в том числе за счет распада белков фотосинтетических ферментов, и листья быстро стареют (рис. 5). Это особенно заметно у высокоурожайных высокобелковых зернобобовых культур. Сортовые различия по продолжительности фотосинтетической деятельности, кроме того, могут объясняться сохранением неодинаковой функциональной активности корневой системы, как, например, у риса в генеративной фазе.

Представляет интерес фотосинтетическая деятельность так называемых *ремонтантных* гибридов кукурузы с определенной схемой старения листьев: стареют прежде всего листья верхней и нижней трети стебля. Надпочатковые и подпочатковые листья сохраняют фотосинтетическую активность на уровне 20 % от максимальной до полного созревания зерен в початке. Интересно, что подобная схема старения наблюдается также при удалении початка, что свидетельствует о второстепенной роли донорно-акцепторных отношений в проявлении данного феномена. Известны и такие формы, листья у которых в фазе полной спелости початка остаются зелеными и их убирают на силос.

1.2.4. Активность рибулезобифосфат-карбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О)

Фермент РБФК/О является главным компонентом белка листа, он составляет 20 % азота и 40 % всего водорастворимого белка у C_3-видов. Эти пропорции варьируют от вида к виду и в некоторой мере даже от сорта к сорту. Говоря о межвидовых различиях, необходимо прежде всего упомянуть виды с C_3- и C_4-типами фотосинтетического метаболизма углерода, причем доля азота листа в РБФК у C_4-видов значительно ниже, чем у C_3-видов. Среди сор-

тов доля водорастворимого белка фермента РБФК колеблется от 48 до 57 % у риса и от 44 до 56 % у люцерны. Обнаружена высокая положительная корреляция между активностью РБФК и максимальной ИФ при световом насыщении у пшеницы, риса и сои.

Лимитирование фотосинтеза РБФК, несмотря на ее значительное количество в листе, в сочетании с высокой молекулярной массой и низким числом оборотов делает ее главным объектом для улучшения. Это объясняется тем, что кинетические свойства фермента представляют анахронизм при нынешних концентрациях CO_2 и O_2. Однако такая точка зрения является упрощенной, если принять во внимание длительный период интенсивного природного отбора, которому фермент был подвержен. Одним из примеров видимого адаптивного изменения РБФК является различие в кинетических параметрах фермента у C_3- и Севидов, причем $К_м$ (CO_2) ниже у C_3-видов, а удельная активность выше у C_4-растений.

Внутривидовые различия в активности РБФК менее очевидны. Так, среди 25 сортов риса обнаружены лишь небольшие различия в $К_м$ (CO_2), $V_{МАКС}$ и удельной активности РБФК, но они более заметны между видами *Oryza* с геномами А и С. Среди линий ячменя установлены колебания доли белка фермента в общем пуле водорастворимого белка (65—74 %) и удельной активности РБФК. Плоидность также оказывает влияние на вышеуказанные параметры. Так, удельная активность фермента у гексаплоидной пшеницы *T. aestivum in vitro* была на 30 % выше, чем у диплоидной *T. топосиссит.* Это обусловлено влиянием цитоплазмы генома В на большую субъединицу фермента. Однако указанные различия не сохраняются в системе in vivo.

Сравнительные исследования показали, что характер зависимости ИФ от содержания N в листе, как и ИФ от активности РБФК, у риса и пшеницы одинаков, несмотря на то что количество фермента, приходящееся на единицу площади листа, у риса на 25 % больше (рис. 6). Поэтому теоретически эффективность РБФК у риса можно было бы повысить на 25 %. Однако о регуляторных механизмах, которые могли бы привести к подобным результатам, очень мало известно. Кроме того на трансгенных растениях, выращиваемых при температуре 20 °С, освещенности 300 мкмоль квантов/$м^2$•с, установлено, что содержание белка РБФК у C_3-растений необходимо снизить на 40 %, и лишь после этого заметно влияние РБФК на ИФ.

Как показали опыты на трансгенных растениях, в регуляции фотосинтеза существенную роль наряду с РБФК могут играть и другие ферменты цикла Кальвина (фруктозо 1,6-фосфатаза, седугептулезо 1,7-бисфосфатаза, альдолаза и др.). Поэтому попытка представить РБФК как единственный ключевой фермент, определяющий ИФ, может быть ошибочной, особенно если иметь в виду, что как количество, так и активность РБКФ подвержены быстрым изменениям в течение дня в ответ на изменение освещенности и относительно медленным при изменении донорно-акцепторных отношений и концентрации CO_2.

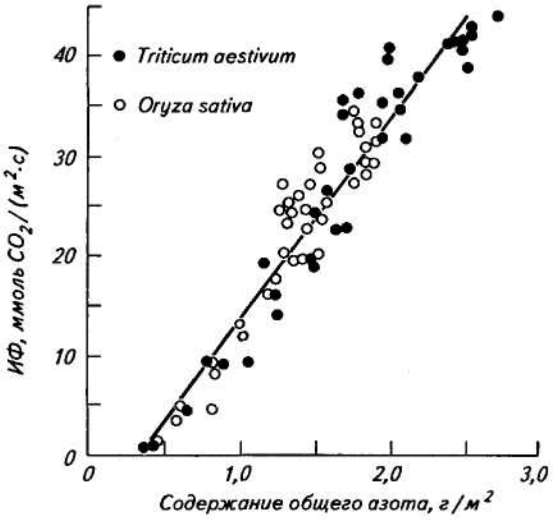


Рис. 6. Зависимость ИФ флаговых листьев риса и пшеницы от содержания общего азота (Makino et al., 1988)

1.2.5. Транспорт электронов

Генерация энергии для цикла Кальвина происходит в световой фазе фотосинтеза при фотоиндуцированном транспорте электронов. Увеличение квантового выхода фотосинтеза было бы полезным, но большинство культур, видимо, уже почти достигло максимальной эффективности использования поглощенной радиации. Сравнение 22 контрастных видов полевых культур показало их примерно равные квантовые выходы при разных длинах волн. В опытах с несколькими диплоидными и полиплоидными культурами квантовый выход достиг максимальной величины — 0,08 мольCO_2/моль квантов у C_3-растений (при пониженной концентрации O_2) и 0,052—0,069 — у видов с C_4-типом фотосинтеза. Меньший квантовый выход у C_4-видов отражает более значительные внутренние энергетические потребности у этой группы видов. Однако при изучении характера зависимости ИФ от поглощенной ФАР при естественной концентрации CO_2 и O_2 установлена одинаковая величина квантового выхода у C_3- и C_4-видов, равная 0,05. Видимо, различия в поглощении листом квантов света в полевых условиях оказывают большее влияние на ИФ, чем непосредственно на квантовый выход.

1.2.6. Фотосинтез и структура посева

Нетто-фотосинтез участка посева, интегрированный за весь вегетационный период, может быть более объективным критерием селекции на урожайность, чем текущее значение ИФ отдельного листа, которое, как правило, отрицательно коррелирует с урожайностью. Значения ИФ посева теснее связаны со скоростью роста посева (СРП), чем с конечным урожаем (рис. 7). Однако даже если это так, ИФ не может быть практическим инструментом отбора для селекционера.

В опытах с двумя гибридами сои установлено, что урожайность и фотосинтез единицы площади посева также тесно коррелируют. Наследуемость была выше для фотосинтеза посева, чем для урожайности. Однако стоимость измерения ИФ посева выше, а времени для проведения измерений требуется значительно больше, чем для определения урожайности. Ситуация, возможно, изменится по мере разработки нового инструментария для проведения экспресс-измерений.

По литературным данным, ИФ посева у C_3-видов сельскохозяйственных культур варьирует от 31 до 126 мг CO_2/(дм^2·ч), а у C_4-видов от 50 до 144, причем преимущество C_4-видов больше лишь при высокой освещенности. Изучение межсортовых различий по фотосинтезу посева, интегрированному за весь вегетационный период, проводили редко. На двух сортах пшеницы, в частности, было установлено, что различия по ИЛП существенно повлияли на межсортовые различия по ИФ участка посева и соответственно урожайности.

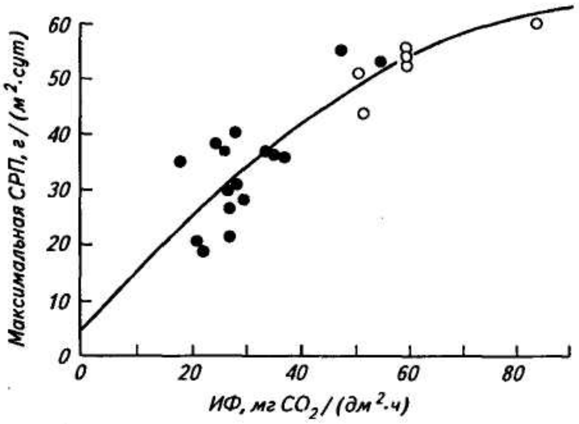


Рис. 7. Связь между ИФ и СРП у C_3- (•) и C_4- (о) видов полевых культур (Murata, 1981)

1.2.7. Фотосинтетический потенциал

Большинство измерений ИФ посева ограничивалось репродуктивной фазой, как, например, у сортов сои. При этом была установлена сильная зависимость ИФ посева от ИЛП при высокой освещенности и от освещенности при высоких значениях ИЛП. Максимальные значения ИФ были несколько ниже у низкопродуктивных сортов ранней селекции, чем у высокопродуктивных современных сортов. Продолжительность функционирования фотосинтетического аппарата с подобными максимальными интенсивностями зависела главным образом от более раннего зацветания и скороспелости сорта.

Коэффициент корреляции между ИФ посева сои, суммированной за всю репродуктивную фазу, и урожайностью составил 0,64. В пределах каждой группы сортов по скороспелости начало снижения фотосинтеза посева у высокоурожайных сортов отмечалось на пять или более дней позже, чем у низкоурожайных сортов, хотя пиковые значения ИФ у них почти не различались (рис. 8). Меньшая скорость падения ИФ у высокоурожайных сортов определялась, видимо, большей аттрагирующей способностью бобов. Аналогичная тенденция отмечалась также в сравнительных исследованиях ранних и современных гибридов куку-

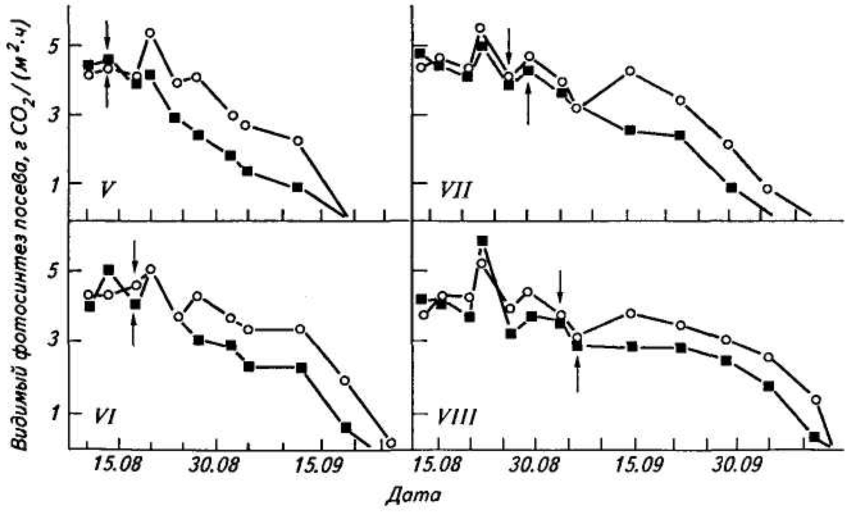


Рис. 8. Динамика фотосинтеза посевов у высоко- (о) и низкопродуктивных (■) сортов сои разной скороспелости (V — ультраскороспелый, VIII — исключительно позднеспелый). Стрелки указывают на начало налива бобов

рузы, причем более высокая ИФ посева у последних наблюдалась лишь в конце фазы налива зерна, что могло отражать большую потребность в ассимилятах у современных гибридов. Это подтверждается тем, что ИФ листа увеличивалась или уменьшалась в течение одного часа после удаления соответственно метелки или початка.

Продолжительность фотосинтетической деятельности зависит также от погодных условий. Величина ФП у сорта пшеницы Саратовская 29 в крайних условиях влагообеспеченности различалась в 5 раз. При этом вклад боковых побегов в ФП целого растения в засушливых условиях был примерно в 2,5—3 раза ниже, чем в благоприятных. Вклад листьев в фотосинтез побега пшеницы в среднем за вегетационный период составил 61 %, соломины с листовым влагалищем — 30 и колоса — 9 %.

1.2.8. Поглощение света посевом

Связь между поглощением света, ИФ посева и урожаем хорошо показана на изогенных линиях хлопчатника, различающихся рассеченностью листовой пластинки. Чем больше рассечена листовая пластинка, тем меньше поглощается ФАР, ниже ИФ посева и соответственно выход волокна. Последний хорошо коррелировал с суммарным фотосинтезом посева в течение репродуктивной фазы. Кроме формы листа, на ИФ посева влияет архитектоника (угол отклонения от стебля, расположение растений в посеве) листового аппарата.

Математические модели показывают, что более эректоидные листья у зерновых культур обладают преимуществом по ИФ над посевами с горизонтальным расположением листьев при высоких значениях ИЛП и уступают им при низком ИЛП. При этом в обоих случаях средняя ИФ посевов у эректоидных форм была выше в фазе налива зерна. Высокая урожайность риса в Японии и на Филиппинах связана главным образом с эректоидностью верхних листьев. Возвратная селекция на урожайность кукурузы также привела к более вертикальным верхним листьям. Именно с этим признаком связывают высокую устойчивость современных гибридов к загущению посева в сравнении с гибридами селекции 70-80-х гг. XX в.

ИЛП оказывает значительное влияние на ИФ ценоза. Ранние модели роста (начало 70-х гг. XX в.) предполагали наличие оптимального ИЛП для нетто-фотосинтеза посева, что основывалось на возможной положительной корреляции между ИЛП и темновым дыханием. Однако данное предположение не подтвердила экспериментальная проверка. Зависимость урожая от ИЛП также характеризуется плато, а не оптимумом ИЛП.

1.3. Дыхательные затраты

На дыхательные затраты приходится около 50 % поглощенного при фотосинтезе углерода, еще 15—20 % теряется на фотодыхание. Было сделано много попыток снизить потери на фотодыхание и гораздо меньше — на темновое дыхание. При этом, возможно, исходили из того, что темновое дыхание эволюционно более старое, чем фотодыхание, и поэтому более эффективное.

1.3.1. Фотодыхание

Для генетиков и физиологов, слабо верящих в силу естественной, или эмпирической, селекции на повышение эффективности фотосинтеза, именно фотодыхание представлялось тем звеном, воздействовав на которое можно повысить урожайность. Фотодыхание рассматривалось как очевидный канал утечки углерода, что было показано путем анатомических и биохимических исследований на культурах с C_3- и C_4-типом фотосинтеза.

Изучение большого числа культур с C_3 -типом фотосинтеза, в частности сои, подсолнечника, риса, показало слабую вариацию как величины углекислотного компенсационного пункта, так и соотношения фотодыхания и фотосинтеза. Фотодыхание, видимо, выполняет существенную адаптивную функцию и помогает избежать фотохимических повреждений растений, особенно при низких температурах или водном стрессе. Когда пшеницу выращивали при низкой концентрации O_2 для снижения фотодыхания и концентрации CO_2, при которой ИФ была такой же, как на контроле, переход к репродуктивному развитию замедлялся и завязывание семян подавлялось. Подобная тенденция отмечена также у сорго и сои. В какой мере именно фотодыхание вовлечено в этот процесс, до сих пор неясно.

1.3.2. Темновое дыхание

От 40 до 60 % углерода, ассимилированного при фотосинтезе, обычно теряется в темновом дыхании, варьируя в зависимости от культуры, фазы развития и факторов среды.

Одна из главных проблем при определении дыхательных затрат — это неточность измерения величины темнового дыхания на свету. Предположения ученых расходились: от полного его ингибирования в фотосинтезирующих тканях на свету до более высоких, чем в темноте, значений благодаря доступности большего количества фотоассимилятов днем. В настоящее время на

основе экспериментальных данных установлено, что темновое дыхание на свету составляет 75—80 % от его величины в темноте. Это очень важно для моделирования фотосинтеза культуры, поскольку, по мнению одних исследователей, дыхание связано с биомассой или ИЛП, а по мнению других — с фотосинтезом. Предполагалось, что одним из следствий пропорциональности дыхания и биомассы было наличие четко выраженного оптимального значения ИЛП. Однако опыты с посевами хлопчатника, подсолнечника, пшеницы, люцерны и других культур показали, что скорость дыхания быстро адаптируется к ИФ, результатом чего является отсутствие оптимального ИЛП. Следствием этих опытов и стало предложение Мак Кри (1970) представлять дыхание культуры состоящим из двух компонент — одной, связанной с гроссфотосинтезом и другой — с биомассой. При этом на первую приходилось 25 % затрат (дыхание на рост), на вторую — 1,5 % в сутки (дыхание на поддержание). Хотя биохимические основы этих двух компонент одинаковы, их разделение оказалось весьма полезным.

Дыхание на рост относительно независимо от факторов среды и сортовой специфики до тех пор, пока они не влияют на состав биомассы. По мнению ученых, биосинтетические процессы функционируют с высокой эффективностью. По последним данным, потери, связанные с дыханием на рост, в целом за вегетационный период составляют от 14—18 % у кукурузы и сорго до 34 % у ячменя.

Небольшие резервы снижения дыхания на поддержание могут быть, но за счет потери устойчивости к неблагоприятным условиям выращивания. Энергия дыхания на поддержание тратится на ресинтез ферментативных белков, РНК и мембранных липидов; поддержание необходимого градиента ионов и метаболитов; процессы, связанные с физиологической адаптацией к стрессовым или изменяющимся условиям. Поэтому дыхание на поддержание зависит от факторов среды, в частности от температуры, фазы развития культуры и накопленной биомассы. У кукурузы около половины фиксированного при фотосинтезе углерода за вегетационный период теряется на дыхание, причем 2/3 дыхательных затрат приходится на дыхание на поддержание. У ячменя доля дыхательных затрат на поддержание в среднем за вегетационный период составила около 50 %, возрастая с 18 % в ранние фазы до 72 % в фазе налива семян. По мере старения растений коэффициенты дыхания на рост и на поддержание снижались одновременно с уменьшением содержания протеина.

Кроме сортоспецифических различий в скоростях оборота белков или адаптационных процессов, не исключаются также различия по величине цианидрезистентного дыхания. Последнее не связано с синтезом АТФ, поэтому альтернативный путь

часто рассматривают как ненужный, и он протекает наиболее активно, как правило, в более старых органах, особенно запасающих, и, по некоторым данным, может снизить урожай, в частности, пшеницы до 6 %.

1.3.3. Сортовые различия

Сортовые различия по ИД единицы площади листа или сухой биомассы установлены у ряда культур, однако в большинстве случаев прямой связи их с урожайностью не обнаружено. При этом многое зависит от фазы развития, в которой проводили сравнения. У молодых растений доминирует дыхание на рост и наблюдается положительная корреляция между скоростью роста и ИД. Подобный характер связи отмечен у люцерны, костра безостого, сорго и других культур. Однако характер связи определяется тем, в чем выражена ИД. Так, упомянутая ранее положительная корреляция наблюдается только в том случае, если ИД рассчитана на целое растение, а не на единицу площади листа. Подобно этому ИД генотипов райграса положительно коррелировала с содержанием азота в листьях и отрицательно с продуктивностью единичного побега. Вместе с тем как у сои, так и у картофеля межсортовые различия по ИД не коррелировали с урожайностью.

В литературе есть только один пример возможной селекции на низкую ИД. Обнаружена значительная вариация ИД закончивших рост листьев райграса. Она характеризовалась высокой наследуемостью, легко определялась, отрицательно коррелировала со скоростью растяжения листа и отрастания после укоса. Однако различие в скорости роста обнаружено только после смыкания листьев в междурядьях, что указывает на возможную причастность к этому дыхания на поддержание. Оно не связано с различиями по цианидустойчивому дыханию или скорости оборота белка. Прибавка урожая за счет сниженного дыхания на поддержание составила свыше 23 %, но падала до нуля при дефиците азотного питания. Гибриды сахарной свеклы с высокой сахаристостью также имели относительно низкое дыхание на поддержание корнеплодов при хранении по сравнению с родительскими формами. Таким образом, в некоторых случаях низкое дыхание на поддержание обусловливает более высокую урожайность (отрастание луговых трав после укоса, хранение корнеплодов сахарной свеклы). Однако связь между ИД, урожайностью и ее стабильностью в широком диапазоне факторов среды остается невыясненной. Отбор на низкую ИД представляется многообещающим, но при действии стрессоров снижение урожайности у подобных форм может быть более заметным, чем у обычных форм.

1.4. Относительная скорость роста

Ощутимые различия между культурами или сортами по размерам проростков часто заметны уже через несколько недель после посева, что важно для конкуренции с сорняками. Если подобные различия существуют до смыкания рядков в посеве, возникает ощущение, что одни сорта растут быстрее, чем другие. В действительности это обусловлено различиями как в скорости прорастания, так и в крупности посеянных семян, что показано на сортах ячменя, риса, ряде культурных и диких пшениц.

ОСР снижается по мере увеличения размеров растения и абсолютной скорости роста. Поэтому достоверные сравнения между культурами или сортами могут быть проведены только при примерно одинаковой массе сравниваемых объектов. Когда генотипы вигны сравнивали при одинаковом возрасте растений, преимущество по ОСР обнаруживалось у мелкосемянных диких форм. Вместе с тем ОСР генотипов практически не различалась при одинаковой массе растения.

Достоверные различия по ОСР, особенно заметные при высоких и низких температурах, обнаружены также между видами трав с C_3- и C_4-типом фотосинтеза. Однако даже малые различия как, например, между индийской и японской формами риса или между индийской и японской формами проса, могут иметь существенное значение. Небольшие различия между сортами по ОСР при субоптимальных условиях выращивания, несомненно, есть. Однако нет достоверных данных о том, что улучшение сортов связано с увеличением максимального значения ОСР при благоприятных условиях. Не обнаружено также существенных различий по ОСР между дикими предшественниками современных сортов и современными сортами пшеницы, между сортами пшениц разных лет селекции, между обычными и карликовыми сортами пшеницы с геном Rht, между гибридами кукурузы. Таким образом, по мере селекционного улучшения сортов повышения ОСР не происходило.

1.5. Скорость роста посева

Скорость роста посева, определяемая как накопление биомассы единицей площади посева за единицу времени, интегрирует прибыль биомассы за счет фотосинтеза и убыль — за счет дыхания, компенсаторные эффекты между площадью листьев и ИФ, а также между различными геометрическими параметрами посева (угол отклонения листьев от стебля, форма листовой пластинки, высота растений в посеве и др.). Для объективной оценки межсортовых различий по СРП последнюю необходимо определять, когда:

сравниваемые объекты находятся в одинаковых фазах развития;

междурядья в посевах сомкнуты и растения полностью поглощают ФАР;

густота посева одинакова и учитываются краевые эффекты;

интервалы сравнения достаточно короткие (5—7 дней), а не весь вегетационный период;

учитывается интервал времени как до цветения, так и от цветения до полной спелости.

У линий овса СРП была примерно одинаковой до цветения и сильно различалась во второй половине вегетационного периода. Подобно этому надземная масса современных гибридов кукурузы, выращиваемых в Онтарио (США), была примерно такой же, как у старых гибридов за неделю до цветения. Однако современные гибриды прибавили еще 30 % к массе побега в последующий месяц и 48 % в дальнейший период. Это объясняется их большим ИЛП и замедленным старением листьев. При максимальных значениях СРП у кукурузы КПД ФАР достигает 8 %. Тот факт, что СРП у культур с C_4-видом фотосинтеза выше, чем с C_3-видом, объясняется, видимо, более высокой ИФ посева у C_4-видов. Особенно заметным преимущество C_4-вида становится при высоких значениях ИЛП и освещенности, но оно сохраняется и в обычных условиях — 50—54 г/($м^2$·сут) у C_4- и 30— 34 — C_3-видов. Исходя из этих фактов можно попытаться объяснить, почему во внутривидовых сравнениях наблюдается преимущественно отрицательная корреляция между ИФ и СРП, а в межвидовых, например между C_3- и C_4-видами, — положительная. Одной из причин этого является то, что компенсаторные эффекты между ИФ и площадью листьев одного вида являются менее значимыми, чем в межвидовых сравнениях, так как анатомические и биохимические особенности в последнем случае благоприятствуют более эффективному использованию РБФК и других белков. C_4-метаболизм обеспечивает также более быстрый и полный экспорт ассимилятов из листьев, более раннее появление и развертывание листьев. Таким образом, более высокая СРП у C_4-видов может отражать их другой, чем у C_3-видов, набор компенсаторных эффектов, включающий компоненты роста, чем просто прямое влияние C_4- метаболизма.

1.5.1. Внутривидовые различия

При сравнении ранних и новых сортов риса по СРП в Японии и на Филиппинах не обнаружено повышения данного показателя. У сортов пшеницы из США, Великобритании, Мексики и Австралии отмечается сходный характер связи между СРП и поглощенной ФАР с КПД, близким к 5 %. Межсортовые различия, есте-

ственно, есть, особенно в неблагоприятных условиях выращивания, как, например, у пшеницы при высоких температурах воздуха или у кукурузы —при низких температурах. Это может быть важно для повышения урожайности.

Высота соломины также влияет на СРП, коррелируя с ней положительно, что наблюдается у сортов пшеницы и овса. Эти различия невелики, но и они могут внести вклад в повышение урожайности при сравнении новых и старых сортов, особенно современных полукарликовых и старых относительно более высокорослых сортов пшеницы и ячменя. Там, где обнаружены межсортовые различия по СРП, они, как правило, коррелируют положительно с площадью листьев и отрицательно с ИФ (пшеница, горох, хлопчатник, райграс, овсяница, люцерна).

1.5.2. Связь массы побега и СРП с урожайностью

Сорта овса, отобранные по более высокой массе побега, как правило, имеют относительно низкие величины $К_{хоз}$ и урожайности, в то время как гибриды проса с максимальной СРП далеко не всегда обнаруживают наивысший урожай. Аналогично этому СРП у сортов пшеницы возрастала с повышением высоты соломины, а урожайность, наоборот, падала. Таким образом, хотя внутривидовые различия по СРП могут в некоторой степени определять межсортовые различия по урожайности, в настоящее время нет доказательств того, что урожайность той или иной культуры определяется более высокой СРП до цветения.

Максимальная СРП зерновых в оптимальных условиях выращивания в ходе селекции изменилась несущественно, рост же в неблагоприятных условиях заметно улучшился. Это сопровождалось повышением ИФ, ФП, особенно после цветения. Хотя более короткая соломина у современных сортов зерновых и несколько снижает СРП, дополнительный рост в оставшийся период вегетации более чем компенсирует отмеченное снижение СРП. Это приводит к формированию большей массы побега в фазе уборочной спелости у современных высокоурожайных сортов в сравнении со старыми, более высокостебельными сортами. Подобная тенденция отмечена у современных британских сортов ячменя, озимой пшеницы, мексиканских твердых пшениц, овса, кукурузы и других культур. По некоторым данным, относительный вклад увеличения $К_{хоз}$ в повышение урожайности и массы побега в фазе Уборочной спелости у шести полевых культур достигал в среднем 23 %. Эта величина может возрасти при совершенствовании защиты растений от вредителей и болезней во второй половине вегетационного периода даже без дальнейшего повышения максимальных значений СРП.

1.6. Пространственная структура посева

Ценотическую ячейку или занимаемый растением объем жизненного пространства в ценозе условно можно представить в виде цилиндра определенного диаметра и высоты, равной высоте растений. Количество биомассы в единице объема ценоза называется *удельной ценотической продуктивностью* (УЦП) (Ламан, 1990). У сортов яровой пшеницы, районированных в 1880 и 1980 гг., УЦП по биомассе составляет соответственно 1,42 и 1,9кг/м^3, а УЦП по зерну — 0,47 и 0,96 кг/м^3. Аналогичная тенденция изменения УЦП отмечена у сортов озимой пшеницы разных лет селекции. Более высокая урожайность современных сортов достигнута за счет уплотнения биомассы в меньшем объеме ценотической ячейки при одновременном снижении высоты, повышении $К_{хоз}$ и создании генотипов с эректоидными листьями. В процессе селекции отбирали генотип, имеющий как короткую соломину, так и низкую чувствительность ростовой реакции на условия загущения.

Анализ этапов селекции и сортосмены ячменя в Белоруссии показывает, что повышение зерновой продуктивности связано с накоплением на ранних этапах онтогенеза большего количества азота в единице биомассы в плотных посевах и меньшим снижением этого показателя в загущенных посевах в онтогенезе в сравнении со старыми экстенсивными сортами. Следовательно, новые сорта обладают генетически измененной реакцией на условия оптически плотных посевов и факторы интенсификации. Снижение содержания общего, белкового и небелкового азота, возрастание количества нитратов у сортов экстенсивного типа во многом определялись меньшей гомеостатичностью их нитратредуктазной системы в условиях ценотического стресса.

У сортов ячменя интенсивного типа в условиях загущения увеличивается относительный вклад в общее содержание хлорофилла в нелистовых органах растения, что может объясняться частичным перенесением на последние фотосинтетической функции.

Дальнейшее увеличение общего биологического урожая и зерновой продуктивности возможно путем некоторого увеличения объема ценотической ячейки, занимаемой растением, за счет ее высоты. Если бы, увеличив несколько высоту растения, удалось сохранить, например у озимой пшеницы, УЦП на уже достигнутом уровне (2,04 и 1,04 кг/м^3), то 10 см прироста по высоте обеспечили бы дополнительно накопление биомассы около 2 т/га. Это означает при $К_{хоз}$ = 0,5 прирост урожайности зерна около 1 т/га. Все это указывает на необходимость перехода отбора от коротко-стебельных к сравнительно более длинностебельным генотипам, по крайней мере для условий Белоруссии.

1.7. Транспорт и распределение ассимилятов

Экспорт ассимилятов из листьев. Полевые культуры сильно различаются как по скорости, так и по размерам экспорта ассимилятов из листьев. Эти отличия особенно ощутимы при сравнении C_3- и C_4-видов. Они иллюстрируют тесную связь между ИФ и долей экспортируемых из листа ранних ассимилятов (рис. 9). Поэтому различия в ИФ могут детерминировать различия в экспорте ассимилятов. Возможно и обратное, когда большая скорость экспорта ассимилятов стимулирует фотосинтез, что было отмечено на сортах фасоли. В свою очередь, быстрый экспорт может определяться спросом на ассимиляты со стороны мощного акцептора. Указанные взаимосвязи между процессами характерны для экспорта не только свежих ассимилятов, но и отложенных в запас и экспортируемых ночью. Доля ассимилятов, экспортируемых за дневной и ночной периоды, зависит от продолжительности фотопериода, температуры и сорта. Последнее убедительно показано на сое.

Размеры флоэмы. Сравнение площади поперечного сечения флоэмы в соломине стебля у 22 диких и культурных форм пшеницы от диплоидов до гексаплоидов показало 16-кратную разницу между ними, что хорошо коррелировало со скоростью импорта ассимилятов в колос. При этом рассчитанная скорость транспорта ассимилятов на единицу площади поперечного сечения флоэмы у указанных форм достаточна для обеспечения необходимой скорости роста зерновок в колосе. Это свидетельствует о том, что размеры флоэмы не лимитируют импорт ассимилятов в колос. Так, удаление первичного листа у фасоли удваивает экспорт из другого листа, и флоэма справляется с этим. Частичное блокирование сосудистой системы стебля у пшеницы ускоряет транспорт ассимилятов, и ингибирования роста зерновки не происходит. Сравнение C_3- и C_4-видов по количеству транспортируемых ассимилятов на единицу площади поперечного сечения флоэмы показывает, что у C_3-видов можно поддерживать скорости намного большие, чем те, которые считаются нормальными для C_3-видов. Более того, по мере повышения освещенности и соответственно ИФ скорость и количество

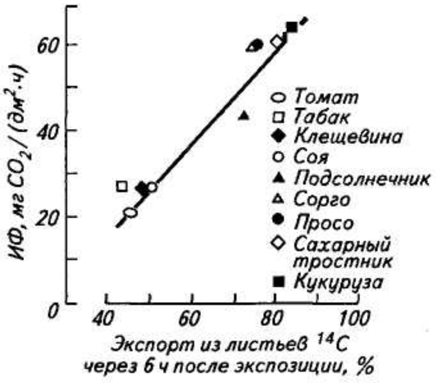


Рис. 9. Связь между максимальной ИФ и начальным экспортом ассимилятов из листьев полевых культур

транспортируемых ассимилятов очень сильно возрастают (рис. 10). Таким образом, структура флоэмы и флоэмный транспорт, как правило, не лимитируют продуктивность, хотя это и может происходить в некоторых случаях, что объясняется наличием эффективных механизмов по изменению числа и размеров дифференцируемых сосудистых пучков. Так, когда число колосков и зерен в колосе у одного из сортов пшеницы удвоили за счет яровизации, площадь поперечного сечения флоэмы у колосковых чешуи увеличилась в соответствии с возросшим спросом на ассимиляты. Подобная тенденция обнаружена также у овса и проса. Гораздо более значимую роль, чем площадь поперечного сечения флоэмы, в детерминации продуктивности и особенно качества, видимо, играет загрузка флоэмных окончаний. У трех гибридов сахарной свеклы, не различающихся по содержанию аминокислот и сахарозы в листьях, концентрация аминокислот во флоэмном соке была минимальной у гибрида с наименьшим их содержанием в корнеплоде.

Распределение ассимилятов. Распределение ассимилятов по органам зависит от вида и условий выращивания культуры. То, что этот показатель находится под строгим генетическим контролем, может быть проиллюстрировано на примере сахарной свеклы, проростки которой отбирали на максимальное и минимальное соотношение надземной и подземной частей. Только после двух циклов отбора потомство различалось по соотношению побег: корень на 60 %. Опыты с реципрокными прививками побегов и корней сахарной и листовой свеклы показали, что именно генотип корня определял скорость его роста и запасания сахаров. У трансгенных растений сахарной свеклы большее число мелких молодых клеток кольцевой паренхимы корня оказалось более перспективным в аккумулировании сахаров, чем меньшее число, но относительно более крупных клеток у кормовой свеклы.

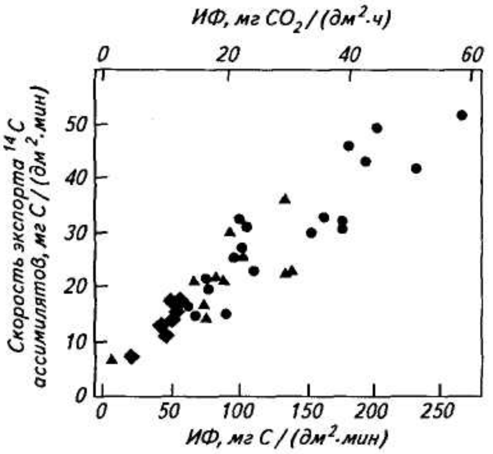


Рис. 10. Связь между ИФ и скоростью экспорта ассимилятов из листа сахарной свеклы. Символы представляют три разных уровня освещенности: (■) — низкий, (▲) — средний, (●) — высокий

Корнеплод сахарной свеклы в результате прививки рос быстрее, чем у листовой свеклы, независимо от вида побега. Листья сахарной свеклы были мельче независимо от типа корня, но число их было несколь-

ко больше, чем обычно, если их пересаживали на корень листовой свеклы. Схожие результаты получены и в опытах с картофелем. Относительно больше ^{14}C экспортируется из листьев, когда их прививают на более быстро растущие корни, например побеги томата на корни картофеля или побеги листовой свеклы на корни сахарной свеклы. При этом содержание сахаров или крахмала соответственно в корнеплодах сахарной свеклы и клубнях картофеля также определяется их генотипом, а не генотипом побега. Подобные механизмы генетического контроля функционируют и на более низких уровнях организации. Так, межсортовые различия по активности сахарозофосфатсинтазы (СФС) у пшеницы и сои влияют на распределение ассимилятов между сахарозой и крахмалом. Удобным объектом для изучения этих вопросов являются трансгенные растения с резко измененной (повышенной или пониженной) активностью СФС. У трансгенных растений сои с активностью СФС, превышающей контроль в 1,5—2 раза, большая доля фотосинтантов расходовалась на синтез сахарозы, чем крахмала, в сравнении с контрольными растениями, а соотношение побег: корень увеличивалось за счет повышения массы побега. Обратная картина наблюдалась для трансгенных растений с резко сниженной активностью СФС. Четкой корреляции между скоростью образования сахарозы в донорном листе и урожайностью культур не установлено.

Что касается распределения ассимилятов между органами, то наряду с активностью ферментов геометрический фактор (относительный размер плода, его удаленность от источника ассимилятов, структура связывающих с донором сосудистых пучков) также может играть немаловажную роль.

Геометрический фактор. Хотя расстояние между донором и акцептором непосредственно не влияет на рост плодоэлемента, относительное расстояние конкурирующих акцепторов от донора ассимилятов в опытах с пшеницей оказывало заметное влияние на распределение ассимилятов, которое было обратно пропорционально квадрату расстояния. Этот факт может служить доказательством наличия флоэмного сопротивления, которое можно преодолеть за счет увеличения относительного размера акцептора. Видимо, подобный характер связи позволяет повышать урожайность полевых культур, местоположение акцептора ассимилятов у которых колеблется от верхушечного (подсолнечник) до корневого (сахарная свекла, картофель).

В распределении ассимилятов важную роль играет также наличие развитой сосудистой системы. Так, акцептор, расположенный на противоположной от донора ассимилятов стороне колоса у пшеницы, получает лишь 3—10 % ^{14}C от количества ассимилятов, получаемого аналогичным акцептором, но расположенным на той же стороне, что и донор. Это предполагает значительную вариацию флоэмного сопротивления на пути транспорта ассимилятов к

конкурирующим акцепторам, что подтверждает положение о том, что флоэмный перенос ассимилятов осуществляется в одном ортостихе. Это хорошо продемонстрировано на подсолнечнике и пшенице. Однако подобную схему переноса ассимилятов можно легко нарушить, например, путем частичной дефолиации или пинцировки зерен из колоса пшеницы. Когда же аттрагирующая способность высока, большее сопротивление определенных мелких сосудов можно легко преодолеть.

Гормональный эффект. Гормональный баланс растений играет важную роль в распределении ассимилятов по органам. При этом фитогормоны могут действовать на разных участках транспортного пути: на донорном конце (влияние на фотосинтез и загрузку флоэмы), в процессе транспорта ассимилятов по сосудам флоэмы и на акцепторном конце (воздействие на разгрузку флоэмы, процессы роста и запасания) (рис. 11). Так, разгрузку флоэмы можно активизировать с помощью нескольких фитогормонов, даже если это не сопряжено с усиленным ростом акцепторного органа. Индуцированный гормоном рост также может оказывать косвенное влияние на транспорт и запасание. При этом отсутствует простая связь между аттрагирующей силой органа и содержанием в нем фитогормона (рис. 12). Так, хотя зерновки пшеницы могут расти с постоянной скоростью в течение достаточно длительного периода, содержание цитокинина, гибберелина, ауксина и АБК в них очень сильно колеблется. Поэтому считается, что ключевую роль в росте акцептора играет даже не само содержание фитогормонов, а чувствительность (восприимчивость) органов к действию гормонов. Это хорошо видно по действию генов карликовости Rht на пшенице, у которой ткани стебля и листьев не чувствительны к гиббереллинам. Содержание последних в карликовых формах даже выше, чем в высокорослых изогенных линиях.

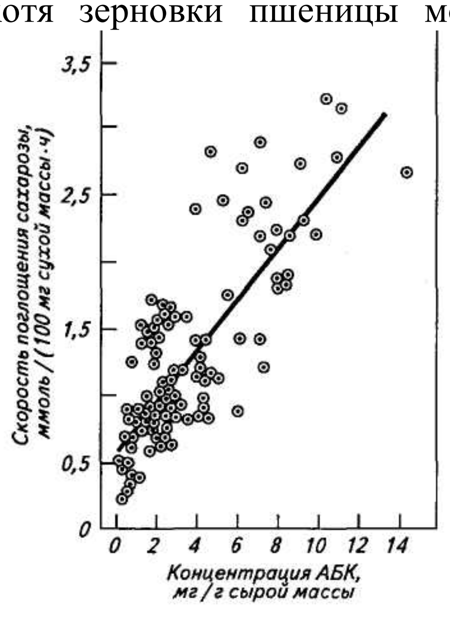


Рис. 11. Связь между скоростью поглощения сахарозы in vitro и концентрацией АБК в отчлененных зародышах сои

Обнаруженный факт сложной зависимости скорости роста органа от содержания в нем фитогормонов ни в коей мере не исключает роли по-

следних в модуляции аттрагарующей способности акцептора. Однако характер действия определяется спецификой фитогормона и органа. Например, цитокинины могут влиять более локально, чем ауксины и гибберилины, воздействуя на спрос ассимилятов путем влияния на число клеток и содержание белков, в то время как гиббереллины — на рост клеток. В конкуренции между органами терминальные меристемы оказываются в невыгодной ситуации главным образом из-за большей удаленности от донора ассимилятов. Именно поэтому они, как правило, отличаются исключительно высоким содержанием эндогенных гормонов.

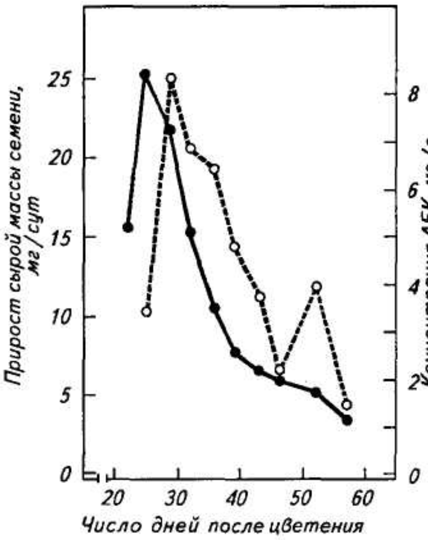


Рис. 12. Онтогенетические изменения скорости роста семян (•) и содержания АБК (о) у сои, выращиваемой в поле (Schussler et al.)

На распределение ассимилятов между органами заметный эффект оказывает влияние одного органа на функции другого; классический пример — взаимодействие корня и побега. Первый обеспечивает растение минеральными веществами и водой, а второй — продуктами фотосинтеза. Таким образом поддерживается функциональное равновесие между корнями и надземной сферой, быстро восстанавливаемое после как частичной дефолиации, так и удаления корней, что было продемонстрировано на примере фасоли.

1.8. Уборочный индекс

Уборочный индекс ($К_{хоз}$), или коэффициент хозяйственной эффективности, означает долю массы хозяйственно полезного органа в надземной биомассе в фазе уборочной спелости. $К_{хоз}$ у современных высокопродуктивных сортов пшеницы значительно выше, чем у их диких предшественников и стародавних сортов; он достигает 0,51. Однако для понимания продукционного процесса наряду с $К_{хоз}$ по биомассе необходимо определять $К_{хоз}$ по азоту, фосфору и калию. В отличие от $К_{хоз}$ по биомассе уборочный индекс по азоту за 100 лет селекции снизился с 0,78 до 0,71, что показали сравнительные исследования сортов английских пшениц. $К_{хоз}$ по

азоту у сои достиг более высоких значений, чем по биомассе, с меньшей разницей между сортами. У ячменя $K_{хоз}$ по биомассе увеличился с 0,27 до 0,41, а по азоту — с 0,46 до 0,64.

Онтогенетические изменения. Среди полевых культур можно отметить две противоположные тенденции в отношении $K_{хоз}$, в зависимости от того, является ли рост запасающего органа единственным и доминирующим (зерновые культуры) или он продолжается в течение длительного периода наряду с ростом других органов (сахарная свекла). Зернобобовые культуры занимают промежуточное положение. У них $K_{хоз}$ зависит от относительной продолжительности отдельных фаз развития в вегетационный период, в то время как у сахарной свеклы — от равновесия между накоплением биомассы и сахаронакоплением, определяемыми условиями среды и генетикой. У зерновых и зернобобовых культур $K_{хоз}$ начинает расти более или менее линейно после цветения и достигает максимума к уборке, а у сахарной свеклы рост $K_{хоз}$ начинается в начале вегетационного периода. Длина фотопериода, воздействуя на скорость инициации цветения и его продолжительность, оказывает существенное влияние на $K_{хоз}$. Так, воздействие коротких дней удвоило $K_{хоз}$ у гибридов проса за счет не только ингибирования вегетативного роста, но и увеличения размеров метелки. У картофеля сокращение длины дня с 15 до 11ч уменьшило накопление биомассы на 7 %, а $K_{хоз}$ увеличило с 0,25 до 0,58. Подобная, хотя и слабая, тенденция обнаружена у риса, пшеницы, кукурузы, причем у последней $K_{хоз}$ больше зависел от плотности посева и условий среды, чем от продолжительности периода до цветения.

Зависимость от условий возделывания. По мере увеличения биомассы и $K_{хоз}$ в онтогенезе растений достигается определенное состояние развития посева, после которого начинается постепенное снижение $K_{хоз}$. Отрицательное влияние загущения на $K_{хоз}$ отмечается при неблагоприятных условиях выращивания и у сортов ранней селекции, адаптированных к возделыванию при пониженной густоте посева. Потенциал урожайности и высокий $K_{хоз}$ у современных гибридов кукурузы реализуются, например, лишь в условиях загущения. $K_{хоз}$ увеличивается с повышением освещенности при выращивании культуры (пшеница),

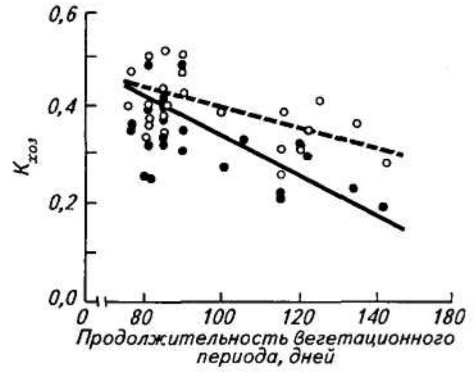


Рис. 13. Зависимость $K_{хоз}$ у сортов риса от продолжительности вегетационного периода и уровня азотного питания (Yoshida, 1981):
о — 0 кг N/га; • — 100 или 150 кг N/га

концентрации CO_2 (рис, пшеница) и влагообеспеченности (кукуруза, пшеница), но несколько снижается при усиленном азотном питании, особенно в сочетании с недостаточной влагообеспеченностью (рис. 13).

Межвидовые различия. $К_{хоз}$ у современных сортов пшеницы, кукурузы и риса достигает 0,55. Более высокие величины установлены у нескольких зернобобовых культур, например, у кормовых бобов $К_{хоз}$ равен 0,7, что обусловлено, видимо, потерей большей части листьев перед определением. Зерновая продуктивность гороха в России за последнее столетие выросла в 3 раза за счет повышения $К_{хоз}$ и устойчивости к полеганию. $К_{хоз}$ у клубнеплодов (картофеля) может быть даже выше (0,88), чем у кормовых бобов.

1.8.1. Повышение $К_{хоз}$ в процессе селекции

Пшеница. За время селекции в Европе произошло существенное увеличение $К_{хоз}$, особенно в последние 50 лет. Вместе с увеличением уборочного индекса возросла зерновая продуктивность при одновременной убыли массы соломины. При этом повышение потенциальной продуктивности на 82 % обусловлено увеличением $К_{хоз}$ и на 18 % — возрастанием массы побега. У мексиканских сортов $К_{хоз}$ увеличился за 20 лет с 0,33 до 0,46, а в дальнейшем по мере повышения потенциальной продуктивности снижался. Число зерен в колосе увеличилось сильнее, чем снизилась масса зерновки, в то время как число колосьев на 1 $м^2$ не изменилось. В то же время за 50 лет селекции у яровой пшеницы экстенсивного степного экотипа Саратовская 42 зерновая продуктивность увеличилась на 23 % на фоне повышения надземной биомассы на 12%, а $К_{хоз}$ —на 9% при незначительном увеличении ИЛП и ФП. При этом ЧПФ практически не изменилась. Для сравнения аналогичное увеличение зерновой продуктивности проса в тех же условиях Саратовской области происходило в основном вследствие увеличения (на 15 %) ЧПФ. При этом ФП у новых сортов оказался на 5—18 % ниже, чем у исходного сорта, а $К_{хоз}$ был примерно одинаковым.

Ячмень. Значительное повышение $К_{хоз}$ у современных европейских сортов ячменя в сравнении со стародавними сортами отмечено в целом ряде стран, причем увеличение потенциальной продуктивности на 55 % объяснялось повышением $К_{хоз}$ и на 45 % — увеличением массы побега. У американских сортов ярового ячменя повышение $К_{хоз}$ за последние 60 лет было гораздо менее заметным (около 10 %) на фоне значительного (25 %) повышения массы побега.

Кукуруза. Снижение пустозерницы початка при загущении посевов — одна из важных тенденций в повышении продуктивности

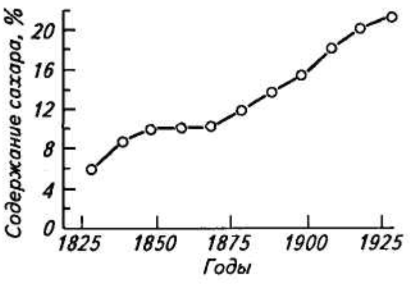


Рис. 14. Увеличение сахаристости корнеплодов сахарной свеклы на ранних этапах селекции

кукурузы. Это отразилось и на повышении $К_{хоз}$ у гибридов, выращиваемых в Онтарио, с 0,35 в 1959 г. до 0,52 в 1988 г. Указанное повышение установлено лишь в загущенных, но не разреженных посевах. На основании данных этих опытов был сделан вывод, что парциальный вклад $К_{хоз}$ в повышение урожайности гибридов кукурузы составил лишь 15%.

Зернобобовые культуры. Продуктивность кормовых бобов хорошо коррелирует как с $К_{хоз}$, так и с массой побега. Два последних параметра у сои сильно зависят от скороспелости, длины вегетационного периода и скорости опадения листьев во время созревания. При сравнении старых и новых сортов сои, относящихся к разным группам по скороспелости, установлено значительное увеличение $К_{хоз}$ у новых сортов, независимо от скороспелости.

Сахарная свекла. За 100 лет в результате усилий селекционеров сахаристость корнеплодов возросла с 6 до 22 % (рис. 14). В последующем содержание сахара снизилось до 10—14%, что объясняется частично усилением азотного питания и целенаправленной селекцией на высокую урожайность. Однако валовой выход сахара (кг/га) за время селекции неуклонно повышался.

1.8.2. Источники повышения $К_{хоз}$

За счет других органов. В тех случаях, когда в ходе селекции на продуктивность масса побега не возрастала, повышение урожайности зерновых культур достигалось за счет перераспределения ассимилятов в колос. Это, в свою очередь, стало возможным только за счет успешной адаптации культур к неблагоприятным условиям выращивания или лучшей агротехники. Так, оптимальное минеральное питание и орошение способствуют снижению доли корней в общей биомассе растения. Эффективная борьба с сорняками позволяет выращивать относительно более короткостебельные сорта. Подобно этому успешная борьба с вредителями и болезнями может снизить потребность в ассимилятах для восстановления от повреждений.

Снижение высоты растений. Оно было достигнуто путем эмпирической селекции. Использование генов карликовости, начиная с 60-х гг. XX в., привело к резкому снижению ростовых параметров. Во многих случаях эти гены уменьшали эндогенное содержа-

ние гиббереллинов (рис, кукуруза) или чувствительность к ним стебля (пшеница), не снижая или даже повышая содержание гиббереллинов.

Высота стебля снижалась параллельно массе стебля у пшеницы и кукурузы, а сэкономленные таким образом ассимиляты использовались в других органах. Однако в любом случае необходима дополнительная селекционная разработка этих форм, с тем чтобы высвобождаемые ассимиляты направлялись не на формирование дополнительных побегов кущения, а на налив зерен в колосе. Иначе изогенные линии пшеницы, ячменя, овса и проса с генами карликовости, полученные от высокорослых форм, могут быть менее продуктивными, чем искомые формы.

Отрицательная корреляция между высотой растений и $К_{хоз}$ у пяти видов зерновых культур показана на рисунке 15. Подобный характер связи установлен неоднократно. В некоторых случаях прибавка урожая зерна примерно равна убыли массы соломины, что может указывать на прямую реутилизацию ассимилятов из стебля на налив зерна. Например, снижение высоты стебля у кукурузы с 2,8 до 1,8 м в результате целенаправленной селекции сэкономило около 2,8 т/га ассимилятов. Часть из них ушла на повышение массы женского соцветия (початка) при цветении (с 0,2 до 0,32 т/га), а остальное количество — на повышение $К_{хоз}$ (с 0,3 до 0,45). Это объясняется не только транслокацией ассимилятов из стебля: в ходе 15 циклов селекции на укороченный стебель были затронуты дополнительная дифференциация женских соцветий, конечное число зерен, урожай и $К_{хоз}$.

У пшеницы концентрация водорастворимых углеводов в развивающемся колосе и стебле достигает максимума за 2 нед до цветения. У короткостебельных форм она не выше, чем у высокосте-

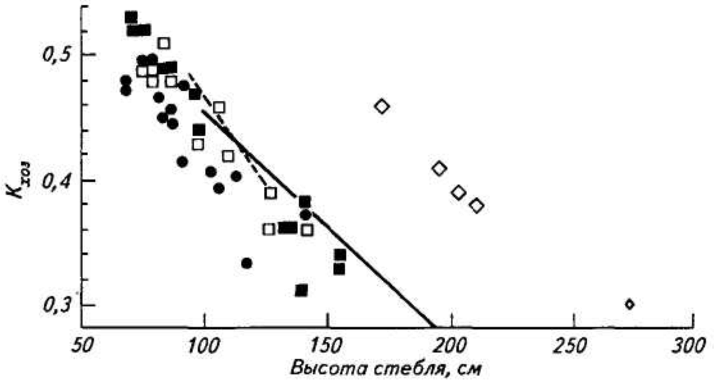


Рис. 15. Связь $К_{хоз}$ с высотой стебля у различных видов зерновых культур (пшеницы — ■, ячменя — ●, овса — □, кукурузы — ◊, прерывистая линия регрессии — для овса и сплошная — для риса)

бельных, а сумма сахаров даже ниже. Это наблюдается, если прибавка массы колоса эквивалентна убыли массы стебля или имеет место более раннее начало цветения у короткостебельных форм. Сэкономленные за счет укорочения стебля ассимиляты могут быть направлены на формирование большего числа колосьев, как часто бывает у яровой короткостебельной пшеницы. Фактов использования сэкономленных ассимилятов на закладку дополнительного числа зерен и рост после цветения нет. Более того, по некоторым данным, запасов ассимилятов, накопленных перед цветением, у карликовых форм не больше, чем у нормальных.

Рост корня. По мере улучшения агротехники (минеральное питание, орошение и др.) происходит снижение массы корней растений. Однако для улучшения фотосинтетической активности и налива зерна у современных высокоурожайных культур может потребоваться более продолжительное функционирование корней при их более высокой активности. Так, одновременно с усилением поглощения азота из почвы происходило повышение массы побега во время налива зерна у британских сортов озимой пшеницы.

У современных линий ячменя и картофеля соотношение массы корня и побега меньше, чем у их диких сородичей, оно снижалось в фазе цветения с 0,64 у старых сортов до 0,53 у современных сортов. Среди диких и культурных форм пшеницы доля ассимилятов, направляемых к корням в фазе цветения, была наименьшей у гексаплоидов.

Эти примеры показывают, что часть ассимилятов могла бы быть сэкономлена за счет меньшей массы корней в процессе селекции. Однако у ряда культур (рис, соя) установлена противоположная тенденция. Такая многовариантность отмечена и по глубине проникновения корней. Короткостебельность обычно ассоциируется с более поверхностным расположением корней в почве, что установлено у пшеницы. В то же время у риса это не наблюдается. В процессе селекции пшеницы увеличилась доля зародышевых корней и уменьшилась доля узловых корней. Это продемонстрировано при сравнении генотипов пшеницы и эгилопсов с размещением большей доли корней в более глубоких почвенных горизонтах у последних. Такое размещение корней может повысить эффективность поглощения питательных веществ из почвы и обеспечить лучшую адаптацию корневой системы к потребностям формирующихся зерновок. Однако оптимальная геометрия корневой системы сильно зависит от почвенно-климатических условий, а также от агротехники культуры.

Различия в динамике роста корней в течение вегетационного периода также могут вносить весомый вклад в повышение продуктивности современных сортов. Масса корней у зерновых культур достигает максимума в фазе цветения, но сорта могут заметно различаться в последующем по скорости снижения массы корней. Снижение удельной длины корней сорго на 1 $см/см^3$ в этот период

может, с одной стороны, сэкономить около 0,8 т/га сухой биомассы для налива семян, а с другой стороны, существенно сократить продолжительность самого налива. Стареющие корни могут быть также источником значительного количества азота для формирования белкового комплекса зерновки у пшеницы. Но, поскольку современные высокопродуктивные сорта характеризуются более продолжительным периодом роста и налива зерна, маловероятно, что $К_{хоз}$ можно увеличить за счет снижения доли корней в биомассе растения.

Кущение. В ограниченном ресурсами сельскохозяйственном производстве образование дополнительных побегов способствовало выживанию растений в условиях неблагоприятных факторов среды, действия вредителей и болезней. С улучшением агротехники начала реализовываться селекционная программа по отбору сортов полевых культур с уменьшенной кустистостью. Был даже предложен идеатип пшеницы, предусматривающий отсутствие таких побегов (Дональд, 1968). Однако у современных сортов сохранилась некоторая побегообразующая способность, с одной стороны, для выживания в неблагоприятных условиях, а с другой стороны, для эффективного использования благоприятных условий. Более того, как показали опыты с одностебельной пшеницей, дополнительные узловые корни весьма полезны для противодействия полеганию. Кустящиеся сорта ячменя были более урожайными, чем одностебельные, в широком диапазоне плотности посева и условий выращивания. Большинство поглощенного азота у них реутилизируется из побегов кущения, независимо от того, с колосьями они или нет. Однако углерод, используемый на рост непродуктивных побегов, тратится малоэффективно и снижает $К_{хоз}$, в частности на высоком фоне азотных удобрений. Поэтому большое внимание в современной селекции зерновых, особенно пшеницы и ячменя, уделяют отбору кустящихся форм с продуктивными дополнительными побегами, что повышает $К_{хоз}$.

Использование резервов. Запасные отложения в соломине пшеницы в лучшем случае составляют 5—10 % от конечной массы зерновки, значительно (до 30—40 %) повышаясь при дефиците влаги. Для семян подсолнечника это составляет соответственно 15 и 25 %. Однако дыхательные потери, на которые приходится около половины убыли массы стебля у короткостебельных сортов пшеницы, могут привести к значительному завышению роли резервов в наливе зерна (семян). Так, например, доля резервов 10—18 % для кукурузы и 10—12 % для сорго более реалистична.

Несколько факторов, включая разницу по высоте стебля и количеству реутилизируемого из листьев азота, могут повлиять на межсортовые различия по вкладу запасного пула ассимилятов перед цветением на конечный урожай. Однако указанных различий даже при сравнении высоко- и короткостебельных сортов пшеницы и ячменя не обнаружено.

Если сумму реутилизируемого (вторичного) азота сразу после цветения принять за 100 %, в среднем за 16 лет определений вклад листьев у пшеницы сорта Саратовская 29 составил 35 %, соломины с листовыми влагалищами — 39 и мякины — 26 % со слабыми колебаниями по годам. При этом вклад вторичного азота в белковый комплекс зерна составил 78,2 % с тенденцией некоторого увеличения в засушливые годы (Кумаков). Поступление первичного азота в растения после цветения минимально в некоторые острозасушливые годы. У сортов, неустойчивых к засухе, в отличие от Саратовской 29 в такие годы наблюдалась даже потеря азота, т. е. растения не только не поглощали азот, но даже были не в состоянии использовать на налив зерна часть вторичного азота. Интересно, что только для реутилизации азота в зерновку необходим одновременный отток в нее 10 % ассимилятов, отложенных в запас в соломине перед цветением.

Доступность восстановленного азота у гибридов кукурузы сильнее лимитировала рост зерновки, чем доступность углерода. У высокопродуктивных гибридов кукурузы депонированные ассимиляты мобилизуются главным образом на заключительных этапах налива зерна. Таким образом, вклад запасных отложений в рост зерновки зависит от сортовых особенностей в азотном статусе и от того, когда начинается импорт реутилизируемого азота в зерновку. Если последний происходит позже и при оптимальном обеспечении азотом удобрений, запасы, отложенные до цветения, могут быть менее значимы для налива зерна, чем ассимиляты, временно депонированные в форме фруктана и других компонентов в стебле и листьях. Так, в стеблях пшеницы концентрация фруктана достигает максимума через 20—40 дней после цветения, и она в 2 раза выше, чем перед цветением. С увеличением периода роста зерновки и с ускорением старения листьев вклад временно запасенных ассимилятов в налив зерна становится вновь более значимым.

У бобовых культур, у которых спрос на азот во время роста плода такой сильный, что это приводит к активной реутилизации его из листьев, депонированные ассимиляты, безусловно, играют более важную роль в формировании белкового комплекса зерна, чем у зерновых культур. Другую крайность представляют корне- и клубнеплоды с относительно низким содержанием в хозяйственно полезных органах азота и, естественно, низкой его реутилизацией. У этих культур продукты текущего фотосинтеза играют основную роль в накоплении сахара и крахмала.

Естественно, возникает вопрос о том, в какой мере более высокие величины $К_{хоз}$ у современных сортов в сравнении со стародавними или местными сортами объясняются более полным использованием депонированных ассимилятов или, напротив, меньшим отложением ассимилятов в запас на ранних фазах развития растений. Ответа пока нет.

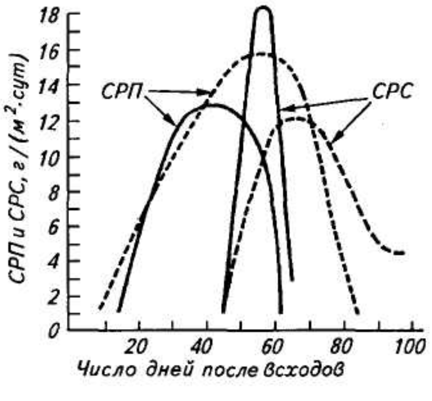


Рис. 16. Динамика скорости роста посева (СРП) и скорости роста семян (СРС) в онтогенезе сои (прерывистая линия) и кормовых бобов (сплошная линия)

При сравнении трех сортов яровой пшеницы установлено, что чем сорт более высокоурожайный, тем меньше он зависит от запасного пула ассимилятов в стебле и менее полно его использует, предпочитая продукты текущего фотосинтеза. Вместе с тем на примере современных сортов риса показана важная роль депонированных запасов в виде крахмала в формировании урожая. Это может быть важным фактором, особенно при повышении концентрации CO_2 в атмосфере. Многие современные гибриды кукурузы также откладывают меньшую часть углеводов в запас. Таким образом, тенденция к изменению роли запасенных ассимилятов в формировании урожая в процессе селекции неоднозначна. При этом необходимо иметь в виду, что кроме участия в наливе зерна депонированные в запас ассимиляты могут повысить устойчивость культуры к неблагоприятным погодным условиям, к повреждению вредителями и поражению болезнями или К полеганию. Однако с запасанием связаны определенные затраты энергии — прямые и косвенные. Прямые затраты идут на транспорт ассимилятов, синтез, их оборот, сохранение и последующую реутилизацию, что составляет значительную величину. Косвенные затраты трудно определить, и это скорее возможный недобор урожая из-за того, что указанные ассимиляты не были использованы для закладки и роста новых органов и изъяты на время из активного оборота. С улучшением агротехники станет возможным замедлить распад запасных белков, РБФК и других ферментов в листьях и обеспечить таким образом более продолжительный рост зерновок за счет текущей фотосинтетической деятельности. Несколько иная ситуация складывается с зернобобовыми культурами, единственным источником азота для которых является симбиотическая азотфиксация. Как показано на рисунке 16, рост плодов у кормовых бобов начинается тогда, когда СРП достигает максимума, и быстро повышается до тех пор, пока не превысит СРП. Для обеспечения подобного активного роста необходима мобилизация высокоазотистых запасных отложений, что приводит вначале к быстрому падению скорости роста семян, а затем и СРП. Скорость роста семян у сои возрастает медленнее, никогда не превышая СРП. В результате наблюдаются более продолжительный рост семян

и замедленное снижение СРП. Однако сорта сои различаются по тому, приближается ли скорость роста семян к СРП или даже превышает ее, а также по роли реутилизируемого азота в формировании белкового комплекса зерна. Установлено, что сорта сои с более длительным периодом роста и налива зерна реутилизируют азот из листьев медленнее.

Скорость роста зерновки у пшеницы иногда тоже превышает СРП, что свидетельствует об использовании депонированных ассимилятов, но это необязательно предполагает реутилизацию азота из листьев, особенно если растение выращивают на высоком азотном фоне. В этих типичных для современного сельского хозяйства условиях скорость роста зерновки может быть постоянной в течение достаточно длительного периода, независимо от освещенности.

Изменение баланса процессов, происходящих в течение вегетационного периода. Дальнейшее повышение урожайности и $К_{хоз}$ потребует совместного увеличения продолжительности как роста и налива семян, так и фотосинтетической деятельности. Повышение их по отдельности может быть неэффективным. Видимо, именно поэтому не обнаружено влияние увеличения продолжительности роста зерновки на урожайность ячменя и кукурузы, хотя сорта пшеницы, ячменя, овса, проса, сои, картофеля, кормовых бобов и гибридов кукурузы существенно различаются по этому показателю. Так, у пшеницы установлена как тесная положительная корреляция между продолжительностью роста зерновки и урожайностью, так и высокая отрицательная связь. Аналогичная неоднозначная связь между изучаемыми параметрами установлена для картофеля. Видимо, это зависит от условий выращивания, в частности погодных, продолжительности вегетационного периода, а также от возможностей ускорения раннего развития культуры.

Среди гибридов кукурузы, возделываемых в течение последних 50 лет в штате Айова (США), не обнаружено изменений во времени цветения, но установлена большая продолжительность роста зерна у современных гибридов, что связано с меньшей скоростью падения фотосинтетической активности листьев. У современных британских сортов озимой пшеницы, наоборот, цветение наступало значительно раньше, а продолжительность роста и налива зерна была существенно больше. Это способствовало укорочению стебля и повышению $К_{хоз}$. У ячменя повышение $К_{хоз}$ и урожайности связано с более ранним колошением и укорочением соломины. В настоящее время нет данных о том, что эти ресурсы исчерпаны. И это относится не только к зерновым культурам, но, например, и к картофелю. У более высокоурожайных сортов картофеля клубнеобразование начинается раньше, чем у низкоурожайных, в результате большая доля ассимилятов транспортируется в клубни для запасания. Повышение $К_{хоз}$ имеет много аспектов, и

внимание селекционеров должно быть уделено не только его повышению, но и изменению определяющих его компонентов.

Селекция на $К_{хоз}$. В ряде исследований была доказана эффективность отбора на высокий $К_{хоз}$. Хорошая наследуемость $К_{хоз}$ установлена для многих культур. Однако отбор на высокий $К_{хоз}$ у пшеницы привел к снижению массы побега, укорочению стебля и более раннему цветению, но не к высокой продуктивности. Отбор форм с высоким $К_{хоз}$ у сои способствовал снижению урожайности. Таким образом, усиленное внимание в процессе селекции к иным показателям, кроме продуктивности, может быть неоправданно.

1.9. Структура урожая

Корреляции между отдельными элементами структуры урожая и конечной зерновой продуктивностью отражают скорее значимость определенной последовательности изменения погодных условий в течение вегетационного периода, чем большую важность какого-то одного элемента в детерминации урожайности. Например, благоприятные условия в начале вегетационного периода могут привести к образованию большего числа колосьев на 1 $м^2$. Однако сформируется в итоге хороший урожай или нет, будет зависеть главным образом от последующих погодных условий. Если же анализировать конец фазы генеративного развития, межсортовые различия по массе зерновки могут быть значимы в определении конечной зерновой продуктивности только при благоприятных погодных условиях для роста и налива зерна. В результате корреляция между массой зерновки и зерновой продуктивностью оказывается часто весьма низкой как для отдельных сортов, так и при межсортовых сравнениях, а иногда даже отрицательной, как в случае с кормовыми бобами.

Большое число зерен на 1 $м^2$, независимо от того, является ли это результатом большего числа колосьев на 1 $м^2$ или более высокой озерненности колоса, представляет собой важную предпосылку для получения хорошего урожая. Тесная корреляция между урожайностью и числом зерен на 1 $м^2$ установлена для пшеницы, ячменя, овса, проса, риса, сорго и других культур.

Оптимальная масса зерновки зависит от погодных условий вегетационного периода и от сорта благодаря их влиянию на число зерен, приходящихся на 1 $м^2$. Она может зависеть также от плейотропного эффекта селекции на крупность зерновки и ее качество. Например, у пшеницы селекция на более крупные зерна привела к запаздыванию цветения, меньшему числу колосков в колосе и зерен в колоске и практически к полной компенсации Урожая. У кукурузы селекция на более крупные зерна снизила Другие элементы урожая, в результате позитивного влияния на

урожайность не было. Подобная селекция может сопровождаться также увеличением площади листьев, снижением ИФ, замедлением появления очередных листьев, т. е. ее влияние на урожайность комплексное.

Конечная масса зерновки при сравнении сортов является результатом различий как в скорости, так и в продолжительности роста и налива зерна. У пшеницы масса зерновки теснее коррелировала со скоростью, а не с продолжительностью роста. Селекция на более высокую скорость, а не на продолжительность роста зерновок может быть весьма эффективной у скороспелых сортов. Иногда в условиях выращивания, затягивающих период вегетации, селекция на более продолжительный период роста зерновки может привести не к укрупнению зерновки, а к пониженной скорости роста и большему числу зерен в колосе. В связи с этим следует подчеркнуть, что повышение потенциальной продуктивности как у пшеницы, так и у ячменя обусловлено главным образом большей озерненностью колоса, а не крупностью зерна и числом колосьев на единице площади посева. Однако характер связи указанных параметров определяется также условиями окружающей среды и агротехникой. Это кроме зерновых относится и к зернобобовым, и к корне- и клубнеплодным культурам.

Материал, изложенный в данной главе, со всей очевидностью доказывает, что нет одного-единственного показателя, определяющего уровень потенциальной урожайности полевых культур. Увеличение продуктивности происходит не за счет повышения эффективности метаболических и ассимиляционных процессов, а главным образом за счет перераспределения ассимилятов по органам и изменения темпов роста культуры. При этом возможности дальнейшего позитивного изменения этих тенденций далеко не исчерпаны, однако они, видимо, включают компенсаторные механизмы, снижающие отрицательное влияние стрессоров благодаря совершенствованию агротехники. Последнее, видимо, могло и не потребоваться, если бы в результате селекции удалось повысить ИФ. Однако убедительных данных об этом нет, независимо от того, касается ли это скорости фотосинтеза, дыхания, транспорта ассимилятов и роста. Регуляторные процессы, наоборот, существенно изменились. Поэтому наиболее эффективным инструментом в селекции по-прежнему является эмпирический отбор на урожайность, ведущий, в частности, к повышению $К_{хоз}$. При этом нельзя исключать взаимосвязи и взаимовлияния прогресса в селекции на урожайность и совершенствования агротехники. Вместе с тем средняя урожайность зерновых за последние 20 лет ежегодно повышалась на 3,4 % в развивающихся странах и на 1,9 % — в развитых, урожайность зернобобовых практически не изменялась в развивающихся странах и повысилась на 2,5 % — в развитых, урожайность корне- и клубнеплодов увеличилась незначительно. Если говорить о повышении генетического потенциала

урожайности за прошедшее столетие, то оно неодинаково для разных культур и условий выращивания — от нескольких процентов для пшеницы в Швеции до 100 % для хлопчатника в США. В среднем по всем культурам эта величина составляет около 50 %, а оставшаяся половина приходится на совершенствование агротехники и повышение в атмосфере концентрации CO_2, возросшей примерно на одну четверть.

В целом анализ показал, что верхний предел генетического потенциала урожайности для основных полевых культур все еще не достигнут, а для пшеницы, ячменя и кукурузы скорость повышения урожайности даже увеличивается. Однако все это в значительной мере определяется устойчивостью растений к экстремальным погодным условиям. К сожалению, успехи селекционеров в этой области менее ощутимы, чем селекции на устойчивость к вредителям и патогенам. Если даже прогресс есть, то он достигнут гораздо большими усилиями, чем в устойчивости к болезням. Например, избежать последствий засухи или жары можно путем селекции на скороспелость и зачастую за счет сниженного потенциала урожайности. Безусловно, селекция на устойчивость к вновь появившимся опасным биотипам вредителей и болезней может быть столь насущной проблемой, что она превзойдет значимость селекции на высокую урожайность. Так, быстрое развитие вирулентных рас корончатой ржавчины овса и необходимость срочной селекции на устойчивость к ней косвенно минимизировали прогресс селекции на урожайность вплоть до 60-х гг. XX в. Однако кроме косвенных есть факторы, действие которых при селекции на иные, чем высокая урожайность, параметры приводит к существенному снижению последней. К ним относится следующее.

1. Урожайность часто положительно коррелирует с длиной вегетационного периода, и необходимость селекции на скороспелость из-за тех или иных причин может вызвать снижение урожайности. Поэтому селекция на урожайность должна быть направлена на минимизацию потерь, связанных с раннеспелостью.

2. Поскольку жиры и белки имеют более высокую калорийность, чем углеводы, селекция на высокую белковость и масличность неизбежно влечет снижение урожайности, если последняя выражена в единицах сухой массы, а не калорийности. Поэтому при сравнении культур или сортов необходимо иметь в виду качество урожая. Так, например, 4 т/га сои примерно эквивалентны по сбору белка 12 т/га пшеницы.

Метаболическая инженерия, одна из генно-инженерных биотехнологий, направленных на осуществление трансгенной клеткой новых биохимических реакций, также может путем изменения качества урожая вызвать его снижение. К подобным примерам относится метаболическая инженерия сахаров и полисахаридов (клубни картофеля с низким содержанием сухого вещества и крахмала вследствие ингибирования его биосинтеза, но с высоким

содержанием растворимых сахаров, а также клубни «бескрахмального» трансгенного картофеля, содержащие левансахаразу в различных компартментах клетки). Интересно конструирование трансгенных растений — продуцентов целевых белков, как, например, модифицированной субъединицы запасного белка глютелина в развивающемся эндосперме пшеницы. Широкое практическое применение нашло выращивание канолы с низким содержанием эруковой кислоты как результат генетической трансформации рапса в процессе метаболической инженерии липидов. Однако степень влияния указанных манипуляций на урожайность требует дополнительных исследований.

3.Селекция на высокую белковость является еще одной причиной снижения урожайности, особенно при дефиците азота во второй половине вегетации. До определенного содержания белка в зерне накопление его дополнительного количества может быть достигнуто за счет поглощения растением азота из почвы. Так, отрицательная корреляция между урожайностью и белковостью гороха установлена только при содержании белка выше 27 %. Этот показатель может быть еще выше при высоких дозах азотных удобрений.

4.Введение генов устойчивости к болезням и вредителям нередко также приводит к снижению продуктивности. Более того, иногда это вызывает снижение продуктивности культуры при отсутствии заболевания. Остается неясным, что является причиной этого — сами гены устойчивости или привнесенные с ними сопряженные гены. Следует заметить, что отрицательный эффект можно снизить у некоторых генотипов за счет генов-модификаторов.

5.Урожайность трансгенных сортов, устойчивых к вредителям, болезням и гербицидам, может быть ниже, чем у обычных сортов. Однако таких данных пока мало. Так, устойчивость канолы (сорт Тритон) к гербициду атразин связана с потерей урожайности около 20 %, эта величина в загущенных посевах лисохвоста лугового может доходить до 60 %.

6.Селекция на устойчивость к почвенно-климатическим стрессорам тоже может вызвать снижение урожайности. В этом отношении представляет интерес сравнение урожайности сортов ранней и современной селекции при дефиците элементов питания, в частности азота. Как показано на сортах озимых пшениц из Англии, те из них, которые имели преимущество на высоком агрофоне, не теряли его и при жестком дефиците азота, т. е. имели широкую реакцию. Аналогичное наблюдалось и при сравнении гибридов кукурузы разных лет селекции. Однако в ряде опытов, в частности на ячмене, показано, что сорта ранней селекции опережали по урожайности сорта современной селекции при дефиците питания, но уступали при его оптимизации. Подобная разноречивость данных свидетельствует о необходимости дальнейшего изучения этого вопроса, тем более что сорные и дикие виды растений

довольно успешно адаптируются к широкому диапазону условий минерального питания — от дефицита до избытка.

Выяснение механизмов адаптации к условиям питания может быть важным при селекции сортов, устойчиво превосходящих по урожайности другие сорта данной культуры на низком агрофоне. При этом следует иметь в виду, что ежегодная прибавка урожая кукурузы (США) и пшеницы (Англия) на 1 кг внесенного азотного удобрения за период с 1930 по 1980 г. составила в среднем около 25 кг зерна. Без внесения азотных удобрений урожайность пшеницы была бы 2 т/га, что и наблюдалось на Ротамстедской опытной станции. Однако парциальный вклад азотных удобрений в повышение урожайности за этот период, определенный как 47 %, представляется завышенным, поскольку не учитывает взаимодействия факторов повышения концентрации CO_2 в атмосфере и др. В целом вклад генетической компоненты в итоговую урожайность составляет примерно 50 %.

Аналогичные результаты получены в опытах с линиями кукурузы, выращиваемой в условиях сильного, умеренного дефицита влаги и при оптимальной влагообеспеченности (Fischer et al.). Уже после трех циклов отбора были обнаружены линии, опережающие другие по урожайности при сильном дефиците влаги, но уступающие при оптимальной влагообеспеченности. При выращивании в условиях сильного водного дефицита линии, отобранные для этих условий, на 26 % превосходили по урожайности линии, отобранные для выращивания в условиях умеренного дефицита. В то же время последние при выращивании в условиях умеренного дефицита превосходили линии из первой группы по урожайности на 13 %, демонстрируя обратную корреляцию между потенциальной продуктивностью и засухоустойчивостью.

Контрольные вопросы и задания

1. Каковы механизмы влияния активности акцептора на ИФ донорных листьев? 2. Назовите возможные причины снижения ИФ донорных листьев сои после прохладной ночи. 3. О чем свидетельствуют наличие межсортовых различий по ИФ листьев в генеративной фазе и отсутствие таковых в фазе вегетативного развития? 4. Почему селекция на какой-либо показатель, кроме урожайности, не приводит к ожидаемым результатам? 5. Почему наблюдается отрицательная корреляция между ИФ и скоростью реутилизации азота из листьев в генеративной фазе, особенно у зернобобовых культур? 6. Какова роль корневой системы в межсортовых различиях по ИФ в генеративной фазе? 7. Почему попытки снижения коэффициентов дыхания на рост и на поддержание могут оказаться бесперспективными? 8. Как можно объяснить наличие различий между C_3- и C_4-видами по величине ОСР в неблагоприятных и отсутствие в оптимальных условиях? 9. Какова тенденция изменения удельной ценотической продуктивности посевов в процессе селекционного улучшения зерновых? 10. Могут ли параметры флоэмного транспорта ассимилятов ограничивать урожайность? 11. Опишите возможный характер связи между аттрагирующей силой акцептора и содержанием в нем фитогормонов. 12. Каковы возможные последствия селекции на высокий $К_{хоз}$? 13. Назовите источники повышения $К_{хоз}$. 14. Обоснуйте характер связи между величиной урожая и его качеством. 15. Назовите физиологические показатели, коррелирующие с урожайностью и устойчивостью к действию стрессоров.

Глава 2
ПШЕНИЦА

В мировом и отечественном земледелии зерновые культуры, прежде всего яровая и озимая пшеница, занимают ведущее место и имеют важнейшее значение для питания населения.

Доля посевной площади под яровой и озимой пшеницей в Российской Федерации составляет около 11% мировой площади, однако средняя урожайность этой культуры все еще остается на низком уровне (около 2 т/га).

Пшеница — одна из наиболее древних культур земного шара. Она была известна свыше 6,5 тыс. лет назад; в Ираке, Египте и Малой Азии ее высевали за 6 тыс. лет до н. э., за 3 тыс. лет до н. э. пшеницу сеяли в Китае, Туркмении, Грузии, Армении и Азербайджане. Следы ее культуры в IV в. до н. э. были обнаружены на территории Хмельницкой области Украины. Наибольшее разнообразие дикорастущих видов пшеницы сосредоточено в горных районах Армении и Азербайджана.

Озимая пшеница —одна из важнейших, наиболее ценных и высокоурожайных зерновых культур. Ее зерно отличается высоким содержанием белка (16 %) и углеводов (80 %). Наряду с яровой пшеницей ее широко используют в хлебопечении.

Озимая пшеница при высоком уровне агротехники и благоприятной перезимовке дает зерно, превосходящее озимую рожь и яровую пшеницу. В районах Северного Кавказа урожайность сортов Безостая 1, Мироновская 808, Северодонская 5 на больших площадях достигает 5—6 т/га, а при орошении — 8—9 т/га и более. Однако средняя урожайность по стране еще невысокая, в связи с этим повышение производства зерна в нашей стране остается ключевой проблемой растениеводства. От ее решения зависит обеспечение продовольственной безопасности нашей страны.

2.1. Физиология развития, органогенез и формирование элементов продуктивности у пшеницы

2.1.1. Этапы органогенеза

Формирование каждого органа, как и целостного растения пшеницы, проходит этапами. В процессе органогенеза наблюдается определенная последовательность прохождения этапов. По эта-

пам органогенеза можно со сравнительно высокой степенью достоверности судить о том, в каком возрастном периоде и в какой фазе развития находится растение.

В развитии однолетнего побега пшеницы выявлено 12 этапов органогенеза. Рассмотрим основные из них.

Первый этап формирования побега пшеницы начинается с образования инициальных клеток промеристемы. Из этих клеток формируется первичная образовательная ткань конуса нарастания — меристема, которая дает начало зачаткам зародышевых листьев и зародышевого стебля. Этот этап наблюдается в период фенофазы всходов и определяет следующие элементы продуктивности: прорастание, всхожесть, густоту стояния растений.

Второй этап связан с фенофазой третьего листа и кущением. Он характеризуется дифференциацией основания конуса нарастания на зачаточные узлы, междоузлия и зачатки стеблевых листьев. Это определяет габитус растения (высота, число листьев), коэффициент кущения, зимостойкость. В этой фенофазе наблюдается и *третий этап* органогенеза — процесс дифференциации главной оси зачаточного колоса и зачаточных кроющих листьев и образование числа члеников колоса.

В фенофазе начала выхода в трубку наблюдается *четвертый этап* — образование конусов нарастания второго порядка (колосковых бугорков), что определяет число колосков в колосе и продуктивную кустистость.

В фенофазе выхода в трубку — начала стеблевания происходят: *пятый этап* органогенеза — закладка покровных органов цветка, тычинок и пестика, определяющих число цветков в колосках, *шестой этап* — формирование соцветия и цветка (микро- и макроспорогенез) и *седьмой этап* — гаметофитогенез, рост покровных органов, удлинение члеников колоскового стержня, определяющих фертильность цветков и плотность колоса.

В фенофазе колошения наблюдается *восьмой этап* органогенеза — гаметогенез, завершение процессов формирования всех органов соцветия и цветка.

В фенофазе цветения проходят *девятый этап* — оплодотворение и образование зиготы и *десятый этап* — рост и формирование зерновки, определяющие озерненность колоса и величину зерновки.

В фенофазах молочной и восковой спелости наблюдаются *одиннадцатый этап* — накопление питательных веществ в зерновке (семени) и *двенадцатый этап* — превращение питательных веществ в запасные вещества в зерновке (семени), определяющие массу зерновки.

Таким образом, в ходе онтогенеза у растений пшеницы одновременно протекают возрастные, этапные и органообразующие процессы. В то же время анализ взаимосвязей этих процессов показывает, что нормальный морфогенез органов — одно из важнейших внутренних условий для осуществления возрастных и

стадийных процессов в онтогенезе растения. Без образования соответствующих морфоструктур с характерными для них физиологическими функциями и качественно новыми превращениями веществ нормальный ход онтогенетических процессов задерживается и, несмотря на наличие благоприятных условий, зачастую прекращается.

2.1.2. Строение, рост и ярусная изменчивость листьев

Листья пшеницы разделяют на зародышевые, прикорневые и стеблевые. При формировании зародыша в семени из поверхностного слоя меристемы конуса нарастания образуются листовые бугорки. Разрастание первого листового бугорка приводит к образованию первого листа. Затем таким же способом в определенной последовательности образуются второй и третий зародышевые, или прикорневые, листья.

Рост листьев и развертывание листовых пластинок происходят в период от появления всходов и до IX этапа органогенеза.

Всего на главном побеге у большинства сортов пшеницы закладывается 8—10 листьев; на боковых побегах кущения в зависимости от порядка кущения образуется на 1—3 листа меньше. При интенсивном кущении на одном растении может образоваться 30—40 побегов, несущих по 3—6 листьев, общее число листьев превышает 100—120.

Листья различных ярусов растений пшеницы различаются по многим анатомическим признакам. Наиболее четко различия проявляются при учете величины и количества устьиц. Нижние листья имеют меньше устьиц по сравнению с верхними. При этом на верхней стороне листовых пластинок их всегда несколько больше, чем на нижней. Влагалища нижних листьев имеют значительно меньше устьиц по сравнению с листовыми пластинками, влагалища верхних листьев с наружной стороны образуют почти столько же устьиц, как и их листовые пластинки.

Во влажные годы устьиц меньше, чем в сухие. Листья разных ярусов различаются как по числу устьиц, так и по числу и величине сосудистых пучков. У нижних листьев (второго и третьего снизу ярусов) число крупных сосудистых пучков колеблется в зависимости от сорта от 16 до 24, а у верхних листьев — от 20 до 32.

На II этапе онтогенеза все развернувшиеся листья очень сходны как по строению, так и по выполняемым функциям. Обычно у них очень слабо развито листовое влагалище, поэтому эти зародышевые листья называют прикорневыми.

Над влагалищем листа (у основания листовой пластинки) расположен вырост, или язычок, имеющий два выступа, которые называют ушками. Лишь у небольшой группы безлигульных пшениц ушки не развиваются.

Изучение анатомического строения тканей листьев пшеницы показало, что все сосудистые пучки имеют коллатеральное строение: ксилема направлена к верхней поверхности пластинки, флоэма — к нижней. Большие пучки с сильно развитой ксилемой выполняют преимущественно функции водоснабжения. Малые пучки, состоящие главным образом из флоэмы, участвуют в сборе и оттоке продуктов ассимиляции. Малые пучки сосредоточены в основном в верхних листьях пшеницы.

Лист пшеницы способен изменять направление своего расположения к лучам солнца, так что в большинстве случаев верхняя сторона той или иной его части поглощает не только отраженный, но и прямой солнечный свет. При этом листья верхних ярусов за 1 сут описывают почти полный круг. Такое изменение ориентации листовой пластинки позволяет листьям в засушливых условиях защищаться от перегрева, а во влажных районах лучше использовать свет и тепло, которые там находятся в минимуме.

В связи с этим большой интерес представляет гибрид озимой пшеницы Гостианум 88, обладающий свойством верхнего (флагового) листа после выхода колоса опускаться и прижиматься к стеблю, что способствует осветлению агрофитоценоза, уходу листа от интенсивной инсоляции в жаркие часы дня. Это положительно сказывается на продуктивности растений.

Наибольшее изменение в направлении расположения листьев у пшеницы наблюдается при их вертикальной ориентации в сочетании с низкоросл остью растений.

Рост листьев разных ярусов коррелятивно связан с ростом одноименных междоузлий и прохождением растением определенных этапов органогенеза. При нормальных условиях выращивания по числу листьев, вышедших из влагалища предыдущего листа, можно со сравнительно большой степенью приближенности судить об этапе органогенеза, на котором в тот или иной момент находится растение.

Такое проявление связи между развитием побега, состоянием его генеративных и ростом вегетативных органов (листьев и междоузлий стебля) обусловлено связью между ярусом листа, его физиологическими функциями и той ролью, которую играет каждый лист в процессах онтогенеза и формирования репродуктивных органов.

2.1.3. Строение, рост и ярусная изменчивость междоузлий стебля

Стебель, или соломина, злаков — основной осевой орган, он несет листья и колос. Стебель выполняет механическую (опорную) и проводящие функции, состоит из метамерных (последовательно расположенных) органов — узлов с листьями и междоузлий,

Метамеры стебля формируются благодаря деятельности верхушечной меристемы на I и II этапах органогенеза. Дифференциация стебля на метамеры начинается еще в зародыше, когда формируются зародышевые листья. Уже на II этапе органогенеза (до начала видимого роста стебля) можно видеть узлы и междоузлия стебля. Однако в сельскохозяйственной практике начало роста стебля принято определять с момента удлинения первого надземного междоузлия, т. е. с фазы выхода в трубку.

Рост стебля у пшеницы выражается главным образом в значительном удлинении междоузлий и в меньшей мере в их утолщении. Интеркалярный рост междоузлий в длину осуществляется в результате деления меристематических клеток и последующего их растяжения.

Для роста стебля, как и растения в целом, необходимы определенные условия освещения, длина дня, температура и другие факторы, обеспечивающие развитие пшеницы.

При малейшем дефиците влаги или резком понижении температуры рост очередного междоузлия приостанавливается и оно остается укороченным. Наиболее интенсивно междоузлия стебля растут при температуре 24—25 ^{o}C.

2.1.4. Строение, рост и развитие корневой системы

Корневая система пшеницы, как и других однолетних злаков, мочковатая. В период прорастания и появления всходов образуется первичная корневая система, а затем в начале процесса кущения развивается и вторичная (рис. 17).

Как первичные, так и вторичные корни пшеницы образуют корневые волоски, которые размещаются на расстоянии 0,1—1,2 см от кончиков корешков. Та часть корневой системы, которая покрыта корневыми волосками, называется активной деятельной областью. Общая поверхность корневых волосков у одного пшеничного растения очень велика (до нескольких квадратных километров), благодаря чему корневая система растений может использовать минимальные количества минеральных элементов, находящихся в почве.

Волоски корешков имеют вид закрытых трубок длиной 1,5— 2 мм. Почвенный раствор, проникая в полость волосков, пропитывает стенки, образует слизевой слой, благодаря которому частицы почвы легко пристают к корешкам.

Рост корней в длину опережает рост надземных органов. У яровой пшеницы уже через 10—15 дней после всходов длина корней превышает 45—50 см, а еще через 15—20 дней достигает 80—90 см. У озимой пшеницы при посеве осенью корни перед уходом растений в зиму достигают глубины 100 см.

Корневая система, определяющая водный режим и минеральное питание растений, наиболее тесно связана с формирванием

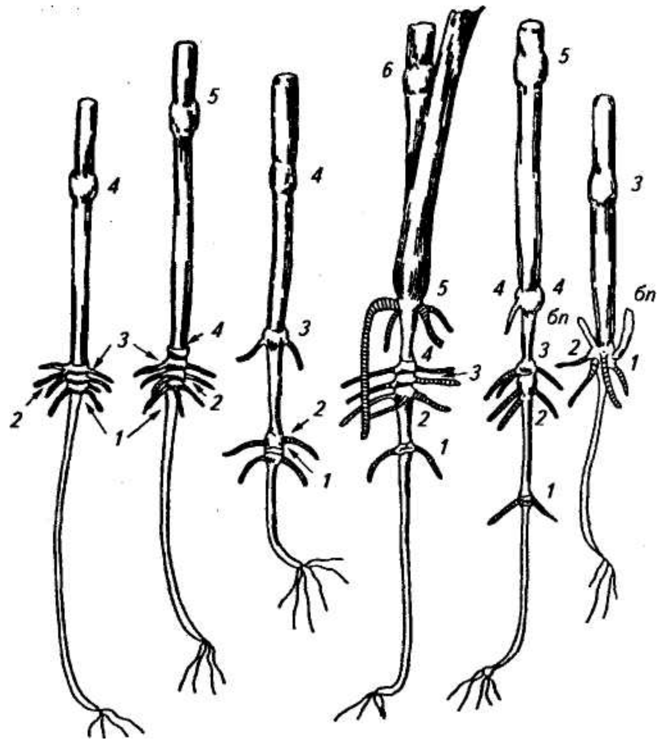


Рис. 17. Образование нескольких ярусов корней из узлов главного побега у пшеницы (цифрами указан порядок ярусов боковых корней, *бп* — боковые побеги)

зерновой продуктивности пшеницы. Известно, что урожай яровой пшеницы можно получить и тогда, когда растения развивают лишь зародышевые корни. Они играют особенно большую роль в засушливые годы, когда из-за значительного дефицита влаги в поверхностных слоях почвы узловые корни недоразвиваются и растения растут почти исключительно за счет зародышевых корней; их деятельность в основном и ограничивает величину урожая.

При оптимальном водоснабжении растений и особенно в условиях периодического орошения значительно повышается вклад узловых корней в получении высокого урожая, который зависит от наличия не только зародышевых, но и в большей степени узловых корней. При типичной структуре корневой системы в засушливых степных районах (состоящей преимущественно из зародышевых корней) на долю первых трех зародышевых корней в создания урожая приходится 30—40 %, на долю второй пары за-

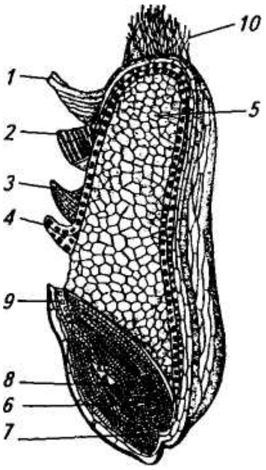
родышевых корней — 20—30, колеоптильных — 20—30 и на долю узловых корней лишь от 5 до 30 %. Совершенно иное положение складывается при достаточном увлажнении в условиях высокого фона плодородия почвы, когда урожай достигает 50—60 ц/га. Узловые корни, глубоко проникая в почву, участвуют в создании более 40—50 % от общего урожая. В этом случае основное значение имеет раннее развитие первичной корневой системы.

Имеются данные, что у пшеницы и ячменя наблюдается тесная прямая связь (коэффициент корреляции близок к единице) между урожаем надземной массы растения и числом узловых корней. В связи с этим нашел практическое применение метод отбора селекционного материала по мощности корневой системы на повышение урожая и улучшение его качества у озимой пшеницы.

2.2. Строение зерновки и физиология прорастания семян

Строение зерновки. Зерновка пшеницы — сухой односемянный нераскрывающийся плод злаков, который в агрономической практике обычно называют зерном. В зерновке следует различать собственно семя, состоящее из зародыша, эндосперма и семенных оболочек, и плодовую оболочку, представляющую собой стенки завязи (рис. 18). Размеры зерновки в зависимости от вида, сорта и условий произрастания сильно изменяются. Длина ее колеблется от 4 до 9 мм, ширина —от 0,8 до 2 мм и толщина —от 1,5 до 3,5 мм. Различаются они также и по массе — от 20 до 90 мг.

Зародыш расположен у основания зерновки под некоторым углом к эндосперму и может быть легко отделен от него. Он состоит из щитка, который соединяет его с эндоспермом, почечки и зачаточных бугорков корешков. Зародышевая почка семени состоит из конуса нарастания, первичного зачаточного стебля и зародышевых листьев, закрывающих в виде колпачка конус нарастания.



Средняя масса зародыша колеблется от 1,7 до 3% общей массы зерновки, масса плодовых и семенных оболочек — от 11,3 до 17,3 и масса эндосперма — от 78,5 до 87 %.

В некоторых случаях в одной зерновке образуются два или даже три зародыша. Это

Рис. 18. Продольный разрез зерновки пшеницы:
1—3— плодовые и семенные оболочки; 4—алейроновый слой; 5— эндосперм; б—зародыш 7—зачаточный корешок; 8—почечка; *9*— щиток; *10*— бородка

явление чаще всего наблюдается при выращивании пшеницы на высоком агротехническом фоне и при избытке азота на V—IX этапах органогенеза. Явление беззародышевости зерновок, когда при нормально развитом эндосперме зародыш отсутствует, встречается редко. Еще реже наблюдается нормальное развитие зародыша при редуцированном эндосперме.

В эндосперме можно выделить наружный (алейроновый) слой, который почти не содержит крахмала, и собственно эндосперм, клетки которого содержат крахмальные зерна.

Прорастание семян. Оптимальные условия для прорастания зерновок пшеницы наступают, когда они поглощают 45—47 % воды (в % к воздушно-сухой массе). Набухание зерновок пшеницы сначала идет за счет поглощения воды, а к концу его действуют осмотические силы, возникающие в результате гидролиза полисахаридов и других веществ. При этом ксерофитные сорта нуждаются при прорастании в меньших количествах воды, чем мезофитные.

Скорость прорастания, появление корешка, а затем и дальнейший рост зародыша зависят при достаточном насыщении водой также от температуры. Уже при температуре таяния льда зерновки пшеницы могут поглощать воду. Так, по данным А. И. Носатовского, зерновки пшеницы в песке при влажности 90 % и температуре таяния льда за 15 ч поглощали до 30 % влаги от массы сухих зерновок. С повышением температуры при влажности песка 90 % скорость поглощения воды резко возрастает. Так, при температуре 24 °С через 1 сут зерновки содержали 50 % влаги. Оптимальные температуры для прорастания семян пшеницы колеблются в зависимости от сорта и влажности семян от 18 до 25 °С, минимальные — от 1 до 2 °С.

На скорость прорастания семян влияет доступ кислорода. Затрудненный доступ кислорода при увеличении глубины посева семян или избыточном содержании воды в почве снижает их всхожесть. С началом роста зародыша потребление кислорода резко увеличивается. Диоксид углерода (CO_2), напротив, снижает энергию прорастания семян.

Любое повреждение зерновки отрицательно влияет на всхожесть и дальнейший рост растений. Так, удаление в зерновках призародышевой части эндосперма со спинки вызывало у проростков не только потерю геотропической ориентации, но и глубокие физиологические изменения: резкое падение интенсивности фотосинтеза, ослабленное развитие корневой системы, значительное отставание процессов дифференциации зачаточного конуса нарастания (Куперман).

Нормальное поглощение воды обеспечивает деятельность многочисленных ферментов в набухающих и прорастающих зерновках. Под влиянием амилазы (состоящей из α- и β-амилазы) крахмал в эндосперме зерновки переводится в декстрины и мальтозу.

Мальтоза под влиянием мальтазы расщепляется при прорастании семян до глюкозы. Одновременно с накоплением глюкозы идет образование сахарозы, которая используется растущим проростком.

Изучение протеолитических ферментов зерна показало, что резкое повышение активности протеиназы наблюдается также при прорастании зерна. При расщеплении белковых веществ количество амидного азота увеличивается, но общее содержание его при прорастании остается на одном уровне. Лишь спустя 12—15 дней количество азота в проростках начинает увеличиваться за счет усвоения его из почвенного раствора.

Таким образом, при наличии необходимых условий (соответствующей влажности ложа, температуры и доступа кислорода) семена пшеницы, завершившие XII этап органогенеза, способны нормально прорастать и вновь начинать жизненный цикл с I этапа органогенеза.

2.3. Фотосинтетическая деятельность и фотосинтетическая продуктивность пшеницы

2.3.1. Фотосинтетический потенциал

Ассимиляционная поверхность пшеницы определяется не только листовыми пластинками, но и другими ассимилирующими хлорофиллоносными органами (соломина с листовыми влагалищами и колос). В. А. Кумаковым был предложен метод оценки вклада полиассимилирующих органов в фотосинтетической деятельности растений пшеницы. Он основан на анализе структуры их фотосинтетического потенциала (ФП), т. е. суммарной ассимиляционной поверхности за отдельные периоды и за всю вегетацию. Основанием для применения этого метода служит тот факт, что из всех фотосинтетических показателей урожай растения теснее всего коррелирует с мощностью ассимиляционного аппарата, т. е. с величиной фотосинтетического потенциала.

Если результаты определения ФП отдельных органов изобразить графически (рис. 19), то можно ясно представить состав работающего ассимиляционного аппарата за любой отрезок времени. Для этого необходимо опустить перпендикуляры к оси абсцисс из точек, соответствующих началу и концу интересующего нас периода, и определить площади фигур, отображающих фотосинтетические потенциалы разных органов и заключенных между перпендикулярами.

В таблице 1 показана доля определенных листьев в общем ФП всех листьев за вегетацию у сорта яровой пшеницы Саратовская 29. Если отбросить девятый лист, появляющийся очень редко, то почти 60 % всего ФП листьев за вегетацию приходится на три верхних листа, а за период после колошения 2/3 всей работы листьев выполняют два верхних листа.

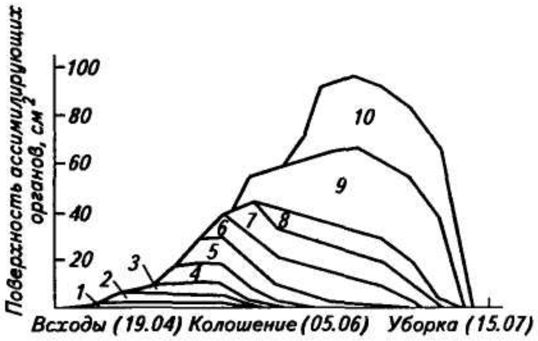


Рис. 19. Структура ФП яровой пшеницы сорта Альбидум 43:
1—8—листья; *9*— соломина; *10*— колос

1. Вклад отдельных органов растений яровой пшеницы Саратовская 29 в фотосинтетический потенциал главного побега в различные периоды вегетации

Ассимилирующий орган	ФП отельных органов (см^2·сут) по периодам					
	всходы — кущение	кущение — выход в трубку	выход в трубку — колошение	колошение — начало молочной спелости	начало молочной спелости — уборка	всего за вегетационный период
Лист: 1-й	48	37	11	—	—	96
2-й	42	37	21	—	—	100
3-й	17	66	69	—	—	152
4-й	6	74	116	3	—	199
5-й	—	43	204	51	6	304
6-й	—	8	205	113	25	351
7-й	—	—	177	138	115	430
8-й	—	—	99	111	121	331
9-й	—	—	7	10	10	27
Все листья	113	265	909	426	277	1990
Соломина	—	—	301	342	770	1413
Колос	—	—	—	361	669	1030
Растение в целом	113	265	1210	1129	1716	4433

При оценке роли разных органов, с учетом соломины и колоса, установлено, что в целом за вегетацию на долю листовых пластинок приходится менее половины всего ФП главного побега, а за период от колошения до уборки доля листьев лишь немного превышает 1/4 ФП побега. При этом участие листьев в ФП побега мало изменяется по годам, тогда как относительный вклад соломины и

колоса варьирует очень сильно: в сухие годы повышается значение колоса, а во влажные — соломины с листовыми влагалищами. Изучение вклада отдельных листьев, соломины и колоса в ФП главного побега в отдельные периоды вегетации у яровой пшеницы Саратовская 29 показало, что до кущения главную роль играют два нижних листа, от кущения до выхода в трубку — 3—5-й листья, от выхода в трубку до колошения потенциал листьев максимален при преимущественной роли 4—7-го листьев, от колошения до молочной спелости листья (в основном 6—8-й) играют еще более заметную роль, а в заключительный период вегетации работают лишь два листа, основная роль отводится соломине и колосу.

2.3.2. Интенсивность фотосинтеза листьев и других хлорофиллоносных органов

Изучению интенсивности фотосинтеза листьев пшеницы как главного фактора формирования урожая посвящено много исследований. Основное внимание в них уделено дневным и сезонным изменениям фотосинтеза в связи с формированием биологического и хозяйственного урожаев, а также влиянию условий возделывания и сортовых особенностей на интенсивность процесса.

Изучая интенсивность фотосинтеза пшеницы в ходе вегетации в контролируемых условиях, A. M. Osman и F. L. Milthorpe установили, что интенсивность фотосинтеза и дыхания увеличивалась с возрастом растения к фазе выколашивания, после чего снижалась (интенсивность дыхания медленнее, чем фотосинтеза). В. А. Кошкин и О. Д. Быков наблюдали два максимума интенсивности фотосинтеза: первый — конец фазы выхода в трубку — начало колошения, второй — фаза цветения — налив зерна.

В полевых неконтролируемых условиях интенсивность фотосинтеза постепенно нарастает от начала развития растений до их перехода к репродукции (колошению), где достигает своего максимума, а затем начинает снижаться. По мнению Ф. Д. Сказкина, наибольшая интенсивность фотосинтеза наблюдается в период формирования микроспор. Затем в период цветение — начало формирования зерна интенсивность фотосинтеза, как правило, несколько снижается, а потом сменяется подъемом во время налива зерна и спадом в конце вегетации, наиболее резким у скороспелых сортов и более плавным у среднеспелых. Интенсивность фотосинтеза у позднеспелых сортов сохраняется более продолжительное время.

Максимум ИФ у колоса отмечен в период формирования и налива зерна, и его величина в расчете на 1 г составляла 36,6 мг CO_2, или 9,7 мг на один колос. В этот период у колоса, масса которого была 267 мг, величина ассимиляции CO_2 за один день равнялась примерно 100 мг.

Оценка относительной интенсивности потенциального фотосинтеза (определяли при концентрации $^{14}CO_2$ 1 %) различных органов сортов яровой пшеницы показала, что в сравнении с листовыми пластинками (интенсивность фотосинтеза которых принята за 100 %) интенсивность фотосинтеза влагалищ листа составляет от 39 до 47 %, открытой части междоузлия 30—39 % (Кумаков). Наибольшие различия между сортами наблюдаются в период от цветения до молочной спелости. Так, низкостебельные и полукарликовые сорта (Саратовская 52, Уорлд сидз 1616, Нададорес) отличаются повышенной ИФ колоса при существенно меньшем значении фотосинтеза соломины с листовыми влагалищами (табл. 2).

2. Вклад различных органов в общий фотосинтез верхнего участка побега сортов яровой пшеницы в период от цветения до молочной спелости, %

Часть побега выше стеблевого узла	Альбидум43	Саратовская 29	Саратовская 52	Уорлд сидз 1616	Нададорес
Листовая пластинка	31	36	42	29	40
Влагалище листа	26	20	17	18	21
Открытая часть междоузлия	21	21	11	9	2
Закрытая влагалищем часть междоузлия	2	3	2	1	1
Зерновки	3	5	3	4	3
Остальные Части колоса (мякина)	16	15	25	39	33
Колос в целом	19	20	28	43	36

Определение интенсивности фотосинтеза целого растения пшеницы с использованием $^{14}CO_2$ показало, что вклад стебля с влагалищем и колоса в общий фотосинтез после фазы трубкования был весьма значительным, достигая 70 % в фазе колошения и 90—95 % в фазе молочной спелости (в расчете на орган). Кроме того, фотосинтез колоса почти не подвержен полуденной депрессии, в то время как фотосинтез стебля и особенно листьев был сильно подавлен. В фазе молочной спелости у яровой пшеницы Саратовская 29 листья усваивают лишь около 17 %, колосья чуть больше 17 % и стебли с влагалищами листьев около 66 % всего CO_2, поглощенного в процессе фотосинтеза целым растением.

Фотосинтезирующие органы существенно различаются и по степени использования их ассимилятов для формирования зерновок. Так, почти вся масса транспортных продуктов фотосинтеза

колоса попадает в зерновки, в то время как из верхнего листа — всего около 50 %, а из второго сверху листа — менее 20 %. Транспортные продукты фотосинтеза, притекающие из флага в колос, концентрируются в основном в зерновках, в то время как ассимиляты из листьев второго сверху яруса распределяются диффузно как в колосе, так и в зерновках, независимо от расположения колосков на колосковом стержне. В меченых (по C^{14}) продуктах фотосинтеза стебля по сравнению с листьями доля радиоактивности доминирует в сахарозе при значительном уменьшении в органических фосфатах, кислотах и аминокислотах. Еще больший удельный вес сахарозы среди продуктов фотосинтеза колоса.

2.3.3. Чистая продуктивность фотосинтеза

Изучению чистой продуктивности фотосинтеза как важной слагающей урожая пшеницы уделено большое внимание. У этого показателя три основных достоинства: он определяется за длительные промежутки времени, в течение которых колебания, связанные с возрастным состоянием листьев, ярусной изменчивостью, кратковременными изменениями погодных условий и другими причинами, сглаживаются и элемент случайности сводится к минимуму; в изучение вовлекается большое число растений, что позволяет получать статистически достоверные данные; определения ЧПФ не требуют газометрических приборов, как при измерении интенсивности фотосинтеза, и более доступны в полевых условиях. ЧПФ характеризует собственно не фотосинтез в чистом виде, а суточную разницу между фотосинтезом и дыханием целого растения (не листа), отнесенную к единице листовой поверхности.

Расчет ЧПФ широко используют в исследованиях, так как он дает обобщенное и хорошо сопоставимое по вариантам, фазам развития, годам и т. д. представление об удельной производительности ассимиляционного аппарата (рис. 20).

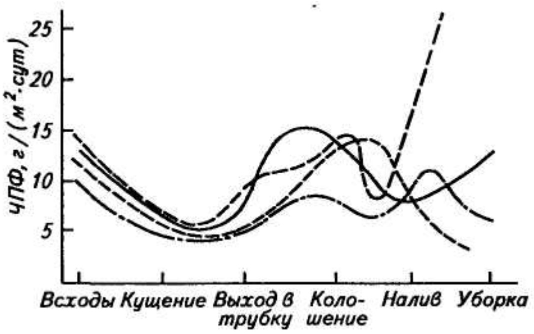


Рис. 20. Изменение ЧПФ по фазам развития яровой пшеницы Саратовская 29 за четыре разных года исследований

С улучшением питания и водоснабжения пшеницы повышаются интенсивность фотосинтеза и продуктивность растений, что сопровождается увеличением показателей ЧПФ. Вместе с тем между величиной ЧПФ и уровнем минерального питания не наблюдается четкой связи. Так, еще Watson (1947) отмечал положительное влияние полного минерального удобрения на площадь листьев пшеницы и — менее закономерное — на ЧПФ. Согласно этим данным, первый показатель имеет большую связь с урожаем, чем второй. Использование высоких доз удобрений и увеличение плотности посева, создаваемое загущением, как правило, снижают величину ЧПФ.

Этот негативный эффект можно свести к минимуму, улучшив оптико-биологическую структуру растений, в частности за счет изменения пространственного расположения листьев и уменьшения высоты стебля (см. с. 30). Низкорослые сорта с вертикальным расположением листьев характеризуются высокими величинами ЧПФ и $К_{хоз}$, так как такая структура благоприятствует хорошей освещенности ассимиляционной поверхности, оптимальной даже в период максимального развития листьев.

ЧПФ пшеницы не коррелирует с урожаями надземной массы и зерна. Более того, между величиной ЧПФ и урожаем биомассы наблюдается ясно выраженная обратная корреляционная зависимость ($r= —0,76 \pm 0,16$). Это, видимо, связано с тем, что в фотосинтезе у пшеницы участвуют и другие ассимилирующие органы (стебель с влагалищами и колос), продукция которых приписывается листьям, что для такой культуры, как пшеница, сильно искажает результаты. В то же время массу корней, не говоря уже об опаде, корневых и летучих выделениях, как правило, не учитывают.

Рост урожайности селекционных сортов в засушливых условиях определяется главным образом увеличением площади листьев, ФП и $К_{хоз}$. При этом сохранение ЧПФ на одном уровне при увеличении размеров ассимиляционного аппарата в процессе селекции связано с малой площадью листьев. В связи с ограничением роста последней в этих условиях повышение ЧПФ следует рассматривать как главный резерв увеличения урожайности.

2.3.4. Пигментный комплекс и хлорофилльный индекс

У сортов озимой пшеницы наблюдается четкая дифференциация листовых пластинок по онтогенетической и ярусной изменчивости в содержании хлорофилла. Максимальное содержание хлорофилла отмечено в листовых пластинках в фазе колошение — цветение, минимальное — в фазе кущение (рис. 21).

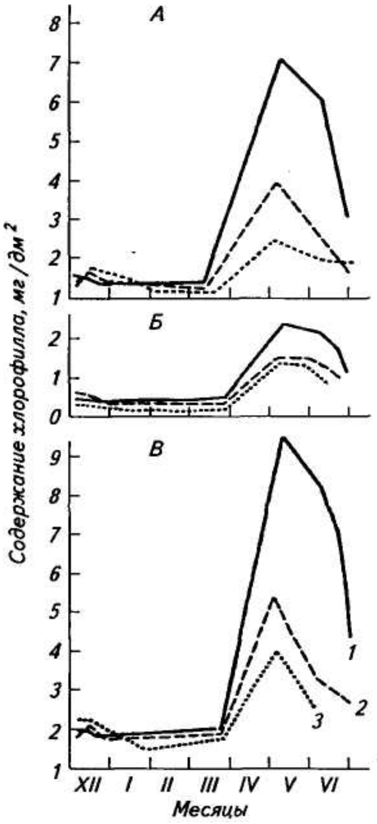


Рис. 21. Содержание хлорофиллов a (А), b (Б) и их сумма (В) в листьях озимой пшеницы Безостая *1(1),* Мироновская 808 (2) и Эритроспермум 7020 *(3)* в течение вегетационного периода

Наибольшие различия в содержании хлорофилла между листовыми пластинками разных ярусов также наблюдались в фазе цветение, снижаясь в дальнейшем. Наиболее интенсивное разрушение хлорофилла было в листьях третьего сверху яруса, затем второго и флага.

Эффективность использования хлорофилла на фотосинтез у сортов озимой пшеницы зависит от ярусной и онтогенетической изменчивости листьев. Величины ассимиляционных чисел у листовых пластинок варьируют от 0,7 до 9,3 мг СО2/мг хлорофилла в час. Максимальные их значения наблюдаются в фазе трубкования во время активного роста листьев. Верхние ярусы листьев отличаются большими величинами ассимиляционных чисел.

Эффективность использования хлорофилла на фотосинтез у влагалищ листа значительно ниже (0,5—3 мг CO_2/(мг хл.·ч), чем у

листовых пластинок и стебля (1,7—4), а в дальнейшем и колоса (2,3—4,7). Что касается последнего, то эффективность использования хлорофилла в нем максимальна в фазе колошения, затем падает к молочно-восковой спелости.

Наиболее высокий коэффициент корреляции между содержанием пигментов в фотосинтезирующих органах и зерновой продуктивностью растений наблюдается в органах верхней зоны за вегетацию (r = +0,696), затем идут влагалища листьев (r= +0,626) и листовые пластинки (r = +0,612); причем в последних с урожаем зерна в большей степени коррелирует содержание хлорофилла a (r =+0,578), а с хлорофиллом b корреляционная зависимость слабая (r =+0,132). Существенная корреляционная связь наблюдается между урожаем зерна и содержанием в листовых пластинках каротиноидов (r= +0,660); содержание хлорофилла в фотосинтезирующих органах положительно коррелирует и с $К_{хоз}$.

Коэффициенты корреляции (r) между параметрами продуктивности и содержанием пигментов в различных органах пшеницы приведены ниже.

Коррелирующий показатель	Значение коэффициентов корреляции (г) при P_{005} - 0,468	Коррелирующий показатель	Значение коэффициентов корреляции (г) при $P_{0>05}$ = 0,468
ав	+0,696	бв	+0,769
аг	+0,626	бг	+0,782
ад	+0,612	бд	+0,618
ае	+0,578	бе	+0,692
аж	+0,132	бж	+0,485
аз	+0,660		

Примечание, а — $У_{хоз}$, б — $К_{хоз}$, среднее за период содержание хлорофилла (a + b) в органах верхней зоны (в), во влагалищах листьев (г), в листовых пластинках (д), среднее за период вегетации содержание хлорофилла а (е), хлорофилла b (ж) и каротиноидов (з) в листовых пластинках озимой пшеницы.

Наиболее информативным признаком взаимосвязи содержания хлорофилла в отдельных органах и в целом растении с зерновой продуктивностью может быть не абсолютное его содержание, а соотношение с массой зерна. Этот показатель назван авторами *коэффициентом хозяйственной эффективности хлорофилла.*

$$К_{хоз.эф.хл.} = У_{хоз}/Хл,$$

где $У_{хоз}$ — урожайность зерна, г/растение; Хл — содержание хлорофилла, мг/г сырой массы органа растения.

Данный показатель дает представление об эффективности использования хлорофилла на формирование зерновой продуктивности (в г/мг хролофилла). Коэффициент хозяйственной эффективности хлорофилла в большей степени коррелирует с зерновой продуктивностью, возрастая с ее увеличением. У высокопродуктивных сортов он значительно выше, несмотря на колебания в содержании пигмента (рис. 22). Это позволило рассчитать параметры продукционного процесса на единицу содержания хлорофилла в целом растении. Такой подход особенно оправдан по отношению к пшенице, у которой в фотосинтетической функции целого растения участвуют не только листовые пластинки, но и влагалища листьев, стебли и колосья. Обычно все расчеты привязывают к единице площади листьев, что неправильно.

В связи с этим для характеристики мощности развития фотосинтетического аппарата в агрофитоценозах пшеницы предложе-

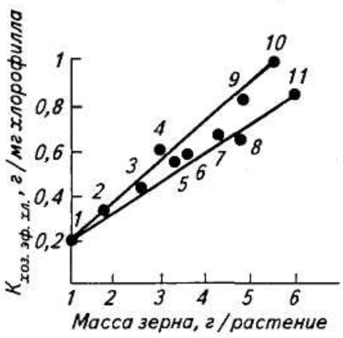


Рис. 22. Коэффициент хозяйственной эффективности хлорофилла у различных сортов озимой пшеницы:
1 — Эритроспермум 7020; *2* — Кооператорка; 3 — Ульяновка; *4*— Пиротрикс; 5—Лерма Рохо; б— Безостая 1; 7—Кавказ; *8*— Гейнес; 9— Алма-Атинская 31; *10*— Алма-Атинская полукарликовая; *11* — Днепровская 521

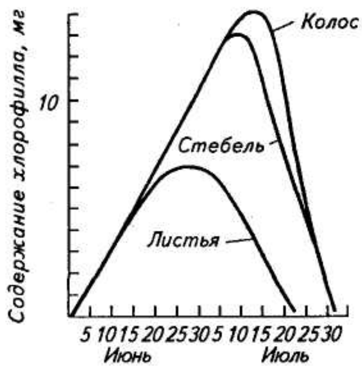


Рис. 23. Структура ФП пшеницы Саратовская 29, рассчитанная по содержанию хлорофилла в различных органах

но определять не листовой индекс, а новую величину — хлорофилловый индекс, выражающийся в г хлорофилла/м^2 или в кг хлорофилла/га агрофитоценоза. Для расчета этих параметров необходимо определять и суммировать количество хлорофилла во всех надземных органах растений. В связи с этим вместо понятия «фотосинтетический потенциал» предлагается использовать «хлорофилловый индекс» за весь вегетационный период или часть его (рис. 23).

Использование хлорофилловых фотосинтетических потенциалов (ХФП) по сравнению с поверхностными для оценки потенциальной продуктивности агрофитоценозов пшеницы имеет преимущество, поскольку в ХФП учитывают содержание пигментов не только в листьях, но и во всех надземных органах в онтогенезе. Выявлена тесная корреляционная связь хозяйственного урожая с величиной хлорофиллового фотосинтетического потенциала в благоприятных погодных условиях. Это свидетельствует о возможности использования данного признака в селекционной практике при оценке перспективных сортов пшеницы.

2.3.5. Коэффициент эффективности фотосинтеза

Поскольку продуктивность наряду с фотосинтезом определяется также и дыхательной компонентой, встает вопрос о взаимосвязи суммарного газообмена с накоплением биомассы у расте-

ний. Степень использования усвоенной CO_2 на построение биомассы у растений характеризуется *коэффициентом эффективности фотосинтеза* (К^). Он показывает, какое количество сухой биомассы растение образует в течение суток при усвоении единицы (1 г, 1 кг) CO_2. Теоретически возможный К^ равен 0,68. В благоприятных условиях значение $К_{эф}$ может приближаться к 0,5, а в неблагоприятных — снижаться до нуля или даже быть отрицательным. Чаще всего величины $К_{эф}$ колеблются, значительно изменяясь в онтогенезе. Так, у яровой пшеницы $К_{эф}$ был максимальным в фазе кущения — 0,42, а в фазе молочной спелости он снизился до 0,08. Следовательно, эффективность фотосинтеза от колошения до начала молочной спелости снизилась более чем в 5 раз. У озимой пшеницы $К_{эф}$ в среднем за вегетацию составил 0,4-0,42.

Изменчивость $К_{эф}$ в ходе вегетации может зависеть также от неполного учета биомассы в результате потерь веществ, выделенных растениями через корни в процессе экзоосмоса, от образования гелеобразных корнеоблегающих чехлов и от летучих газообразных выделений. По расчетам С. А. Самцевича, растения озимой пшеницы и кукурузы за счет образования гелеобразных веществ корнеоблегающих чехлов могут выделить в почву 70—125 ц/га сухого вещества. Величина потерь определяется длиной вегетационного периода и условиями выращивания.

В итоге это приводит к значительным колебаниям ЧПФ и определяет несоответствие между интенсивностью фотосинтеза, его суточной продуктивностью и биологическим урожаем, а также между последними и ЧПФ.

2.3.6. Коэффициент использования солнечной энергии (КПД ФАР)

КПД приходящей ФАР на формирование урожаев яровой и озимой пшеницы в различных зонах страны в среднем за период вегетации варьирует от 0,3 до 4 %(табл. 3). В острозасушливые годы КПД ФАР падает до 0,3 %; при достаточной влагообеспеченности на фоне различного минерального питания он составляет 1—3 %, а при сочетании орошения с минеральным питанием — 3—4 %. С ростом КПД ФАР, как правило, увеличиваются биологические и хозяйственные урожаи. Однако при высоких урожаях биомассы $К_{хоз}$ несколько снижается. При этом наблюдается обратная зависимость между величинами КПД ФАР и $К_{хоз}$.

3. Использование солнечной энергии (ФАР) посевами пшеницы и ее продуктивность

КПД ФАР	$У_{биол}$, ц/га	$У_{хоз}$, ц/га	$К_{хоз}$	Автор
Яровая пшеница				
0,30	17,6	4,0	0,24	Кумаков, 1971
1,50	89,8	35,7	0,43	То же
3,30	132,0	39,9	0,30	Устенко, 1969
4,07	186,0	57,4	0,31	Тоже
Озимая пшеница				
0,90	58,8	18,5	0,31	Клименко и др., 1973
1,50	98,5	32,4	0,39	То же
2,83	141,0	49,3	0,35	Островская и др., 1969
3,43-3,67	215,0-230,	0 67,3-69,	4 0,25-0,28	Ивакин, 1970

Примечание. $У_{биол}$ — урожай биологический, $У_{хоз}$ — урожай хозяйственный.

У высокопродуктивных сортов интенсивного типа селекции академика П. П. Лукьяненко, имеющих высокий выход зерна (0,4— 0,53) и сохраняющих его при возрастающих дозах удобрений и водообеспеченности, максимальные урожаи зерна в 70—80 ц/га и даже более 90 ц/га наблюдаются обычно при биологических урожаях 160—180 ц/га, т. е. при КПД ФАР 3—4 %. Такие сорта обладают большим потенциалом урожайности и при дальнейшем увеличении КПД ФАР и общей биомассы могут дать значительную прибавку.

Теоретически можно получать урожаи с КПД приходящей ФАР 7—8 % и даже 10 % (при оптимальном снабжении водой и элементами минерального питания). Это значит, что в районах, где приход ФАР за период вегетации составляет 2—3 млрд ккал/га, урожай зерна пшеницы может достигать 150 ц/га. О реальности таких урожаев свидетельствуют примеры создания в отечественной и мировой селекции низкорослых (короткостебельных) сортов пшеницы интенсивного типа, дающих 100 ц/га и выше. Что касается теоретически возможных КПД ФАР, то они составляют 28—29 % по газообмену и 20—22 % по запасаемой в биомассе энергии.

Таким образом, фактически наблюдаемые коэффициенты использования энергии в посевах на фотосинтез и формирование урожаев в подавляющем большинстве случаев далеки от оптимальных величин и тем более от теоретически возможных. Это свидетельствует о значительных резервах увеличения урожайности растений.

2.3.7. Фотосинтез и урожай пшеницы

Представление о связи фотосинтеза растений с урожайностью первоначально базировалось на том, что между ними существует прямая зависимость. Поэтому проводились исследования по установлению положительной связи между интенсивностью фотосин-

теза и общей фитомассой, в том числе хозяйственным урожаем (Тимирязев, 1937).

Однако в дальнейшем было установлено, что эта зависимость гораздо сложнее. Наиболее глубоко этот вопрос был проработан Л. А. Ивановым (1941), выразившим зависимость между урожаем, фотосинтезом и дыханием простым уравнением, которое стало классическим:

$$M + m = fPT - aP'T',$$

где M — общая сухая фитомасса всего растения (без азота и золы); *m* — масса опадав— интенсивность фотосинтеза; P — фотосинтезирующая площадь; T —продолжительность процесса фотосинтеза; a — интенсивность дыхания; P' —дышащая масса растений; T' — продолжительность процесса дыхания; *f*PT — продуктивность фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза и дыхания выражена в эквивалентах биомассы.

Согласно этому уравнению, урожай зависит в первую очередь от продуктивности фотосинтеза, а продуктивность — от интенсивности фотосинтеза, размера рабочей поверхности и рабочего времени за период учета урожая.

В дальнейшем А. А. Ничипорович внес существенные дополнения в формулу Л. А. Иванова. Он предложил уравнение связи между фотосинтезом и накоплением органического вещества в динамике формирования не только биологического ($У_{биол}$), но и хозяйственного ($У_{хоз}$) урожаев в агрофитоценозе. А. А. Ничипорович в формулу ввел новые важные элементы уравнения — коэффициент эффективности фотосинтеза ($К_{эф}$) и коэффициент хозяйственной эффективности ($К_{хоз}$):

$$У_{хоз} = \frac{\Sigma\left(Ф_{CO_2} ЛК_{эф}К_{хоз}\right) \cdot 1, 2, 3 \ldots n}{100\,000},$$

где $Ф_{CO_2}$ — дневная продуктивность фотосинтеза; Л — площадь или индекс листовой поверхности (ИЛП); $К_{эф}$ — коэффициент эффективности фотосинтеза; $К_{хоз}$ — коэффициент хозяйственной эффективности; *n* — время активной работы фотосинтетического аппарата.

Таким образом, наивысшие урожаи могут быть получены при интенсивном росте размеров площади листьев растений в агрофитоценозе, при наибольшем времени (n) активной работы фотосинтетического аппарата в течение каждых суток и вегетационного периода, т. е. при наиболее высоких значениях фотосинтетических потенциалов (ФП), при наиболее высоких суммах дневного усвоения CO_2, а также высоких коэффициентах эффективности фотосинтеза ($К_{эф}$).

Итак, все агротехнические мероприятия, включая применение удобрений, поливы и т. д., а также селекционно-генетические ме-

роприятия должны быть направлены на поддержание оптимального хода указанных процессов и согласования процессов фотосинтетического и дыхательного метаболизма.

2.3.8. Продукционный процесс зерновых культур при повышенной концентрации CO_2 в воздухе

Предполагается, что содержание в атмосфере CO_2 0,035 %, которое наблюдалось в конце XX в., ко второй половине XXI в. удвоится и достигнет 0,07 %. Подобное изменение климата вызовет изменение донорно-акцепторных отношений и размеров ассимиляционной поверхности, повысит потенциал продуктивности растений, изменит потребность сельскохозяйственных культур в минеральном питании.

Фотосинтез и рост пшеницы при повышенной концентрации CO_2 в воздухе. Степень увеличения фотосинтеза в ответ на повышение концентрации CO_2 в атмосфере зависит от внешних (температура, водообеспеченность, освещенность, минеральное питание) и внутренних (устьичная проводимость, карбоксилирующая активность, напряженность донорно-акцепторных отношений в растении и др.) факторов.

При длительном произрастании пшеницы при повышенной концентрации CO_2 эффект от начальной активации фотосинтеза (29—98 %) и ингибирования дыхания (40—60 %) исчезает, и такие растения начинают отставать в росте от растений, произрастающих при нормальной концентрации CO_2. Одна из причин этого — уменьшение эффективности работы (или скорости регенерации) рибулезобисфосфат-карбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О). Теоретически интенсивность карбоксилирующей работы РБФК/О может повышаться при увеличении CO_2 на 20—30 % при одновременном торможении оксигеназной активности на 40 %. Однако на практике при длительном воздействии высокой концентрации CO_2 на посевы пшеницы наблюдается уменьшение активности РБФК или ее количества. Причиной этого может быть снижение интенсивности синтеза самого белка РБФК/О в результате ограничения доступности азота и недостатка АТФ.

В первой половине вегетации (10—13 дней) в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 наблюдается активизация фотосинтеза пшеницы (на 29—98 %) при одновременном снижении дыхания (на 42—56 %). Результатом этого являются увеличение величины нетто-фотосинтеза и соответственно активизация роста при одновременном увеличении площади листьев растения. Высокий уровень минерального, в частности азотного, питания позволяет при этом сформировать в 2 раза большую площадь листьев.

Реакция растений на повышение CO_2 в более поздний период вегетации слабее. Высокие температуры, активизируя дыхание растений, способствуют увеличению соотношения дыхания и фото-

синтеза. Одновременно из-за увеличения площади листьев возникает конкуренция за свет, затененные нижние листья активно используют повышенное количество ассимилятов, синтезируемое растениями пшеницы благодаря высокому уровню CO_2 в воздухе. В этот период наиболее важны сортовые характеристики, особенно устойчивость к затенению. Высокий уровень азотного питания снижает потребность в освещенности, сохраняя больше растений на единице площади до урожая.

Потенциал продуктивности **пшеницы** в атмосфере, обогащенной CO_2. Уже у ювенильного растения пшеницы, помещенного в атмосферу с высоким содержанием CO_2, на конусе нарастания начинает закладываться больше колосков и цветков. Зерновая продуктивность индивидуального растения зависит от гибели части колосков и цветков, заложившихся на VI—VII этапах органогенеза (трубкование — колошение). Чем больше колосков закладывается на конусе нарастания, тем более сильная конкуренция возникает между ними в процессе роста за метаболиты и тем больше колосков гибнет. Высокий уровень CO_2 в воздухе не оказывает влияния на эту закономерность (табл. 4).

4. Число заложившихся на конусе нарастания цветков на этапе колошения и количество завязавшихся семян

Содержание CO_2, %	Общее число заложившихся цветков	Количество завязавшихся семян, %	Число зерен в колосе
0,035	147 ±3,5	27,9	41,8± 1,8
0,070	185,6 + 3,2	22,5	41,9 ±2,3

На закладку колосков на конусе нарастания существенное влияние оказывает сочетание факторов °CO_2 — уровень азотного питания». На высоком уровне азотного питания число закладывающихся на конусе нарастания цветков больше. В оптимальных по температурному режиму и водообеспеченности условиях высокая потенциальная продуктивность сохраняется к урожаю.

Продуктивность растений и азотное питание. У сортов, устойчивых к недостатку света, увеличение концентрации CO_2 положительно сказывается на росте главного побега, и, по-видимому, из-за этого рост боковых побегов недостаточно обеспечен метаболитами. У зерновых культур (ячмень, пшеница) существует четкий компенсаторный механизм роста растительных особей в ценозе, который зависит от концентрации CO_2, освещенности и конкурентоспособности сорта.

При увеличении уровня CO_2 точка ценотического взаимодействия (ЦВ) — момента начала активной конкуренции за свет — наступает при накоплении меньшей биомассы и в более ранней фазе развития, чем при нормальной концентрации CO_2. Начало ЦВ в нормальной по содержанию CO_2 атмосфере у яровой пшеницы сорта Родина наступает при накоплении биомассы 830 г/м^2, тогда

как в атмосфере с высокой концентрацией CO_2 — при биомассе 665 г/м^2. Кроме того, повышенная концентрация CO_2 способствует удлинению периода жизни некоторых листьев главного побега.

Минеральное питание растений является столь же эффективным управляющим механизмом конкурентных отношений, как освещенность и концентрация диоксида углерода.

Улучшение азотного питания у растений пшеницы вызывает наступление точки ЦВ при более низких величинах накопленной биомассы, что естественно, поскольку это связано с большей величиной ассимиляционной поверхности листьев. Увеличение уровня CO_2 на фоне высокой дозы азота в почве приводит к более позднему началу ценотического взаимодействия (табл. 5). Это свидетельствует о том, что при высокой атмосферной концентрации CO_2 эффективность использования света единицей ассимиляционной поверхности листа повышается только при условии достаточного уровня азота в почве.

5. Характеристики точки ценотического взаимодействия (ЦВ) в микроценозе пшеницы сорта Родина

Уровень азотного питания, мг/100 г почвы	Уровень CO_2, %	День наступления ЦВ	Биомасса в точке ЦВ, г/м^2	ИЛП в точке ЦВ
N_{100} (контроль)	0,035	34-й	730	8,2
	0,070	34-й	540	8,5
N_{600}	0,035	34-й	620	10,6
	0,070	44-й	855	12,4

На низком уровне азотного питания увеличение концентрации CO_2 приводит к снижению числа побегов растений пшеницы на единице площади, снижению в отличие от ячменя массы зерна с главных колосьев (табл. 6). Повышение уровня азотного питания благодаря улучшению продуктивного побегообразования — необходимое условие увеличения урожая зерна при повышении уровня CO_2 в воздухе, поскольку для эффективного использования CO_2 необходимо достаточное количество азота в почве. При этом наблюдается повышение не только общей, но и зерновой продуктивности.

6. Биопродуктивность посевов пшеницы и ячменя при увеличении концентрации CO_2 в воздухе и азотного питания

Показатель	N_{100} при концентрации CO_2		N_{600} при концентрации CO_2	
	350 мкл/л	700 мкл/л	350 мкл/л	700 мкл/л
Масса зерна пшеницы, г/м^2:				
с главных колосьев	544	518	649	753
с 1 растения	544	523	685	844
Биопродуктивность, г/м^2	1179	1233	1496	1973
Масса зерна ячменя, г/м^2:				
с главных колосьев	207	241	158	314
с 1 растения	237	298	352	851
Биопродуктивность, г/м^2	488	706	683	1831

Поглощение и накопление элементов питания. Повышенная концентрация CO_2 активизирует рост начиная со второй недели вегетации. Возрастающая конкуренция между растениями за свет и питательные вещества — основной рострегулирующий фактор в ценозе в период всей вегетации. К **III** этапу органогенеза (кущение) при содержании CO_2 0,07 % из-за повышенной ростовой активности проявляется недостаточность азотного питания. Высокая активность основного фермента азотного метаболизма — нитратредуктазы в листьях сохраняется при высоком уровне CO_2 и азотного питания, при низком уровне азота в почве активность нитратредуктазы существенно снижается.

Вместе с тем повышенная концентрация CO_2 в воздухе не вызывает изменения содержания азота в растении. Достаточный объем почвы для оптимального развития корневой системы — необходимое условие того, чтобы увеличение концентрации CO_2 не вызвало снижения концентрации азота в тканях растений.

С увеличением продуктивности растет и потребность растений в питательных веществах. При повышении CO_2 увеличивается масса не только зерна, но и вегетативных органов. Уровень обеспеченности растений азотом определяется сухой массой их и концентрацией азота в органах. В экспериментах с пшеницей существенно повысилось накопление азота в растении как на низком (74 %), так и на высоком (45 %) уровнях азотного питания. В условиях засухи увеличение накопления азота в растении отмечено только на высоком уровне азотного питания.

При увеличении уровня CO_2 питательных веществ из листьев при созревании пшеницы и ячменя снижается реутилизация. Содержание белка в зерне пшеницы при повышении концентрации CO_2 в воздухе имеет тенденцию к снижению.

Накопление фосфора растениями увеличивалось от обогащения атмосферы CO_2 на 120 и 140 % соответственно на низком и высоком уровнях азотного питания.

Активизация роста и развития корневой системы благодаря активной фотосинтетической деятельности растений при содержании CO_2 в воздухе 0,07 % приводит к усилению поглощения питательных веществ (N, P, K). При относительно низких температурах воздуха в дневное и ночное время суток (20 и 14 °C) накопление фосфора повышается, например, на 23 %, при более высоких (23 и 17 °C) - на 33 %.

Следовательно, вынос питательных элементов из почвы при обогащении атмосферы CO_2 значительно увеличивается. Важно, что это происходит без нарушения соотношения макроэлементов.

Устойчивость растений к засухе при повышении концентрации CO_2 в воздухе. Установлено, что в условиях водного дефицита

транспорт ассимилятов в листе при обычной концентрации CO_2 нарушается раньше, чем в варианте с содержанием CO_2 0,07 %. У растений контрольного варианта (0,035 % CO_2) уже на 5-й день засухи наблюдалось снижение содержания сахарозы в листьях. К концу засухи, напротив, отмечено резкое возрастание ее содержания в результате нарушения оттока. При обогащении CO_2 снижение содержания сахарозы наблюдалось только к 10-му дню засухи.

В атмосфере, обогащенной CO_2, избежать падения водного потенциала листа в условиях нарастающей засухи растению легче, поскольку увеличивается размер корневой системы. Это позволяет растению добывать воду из нижележащих слоев почвы. Кроме того, меньшая величина устьичной щели ограничивает потери воды.

В условиях оптимального полива в первой половине вегетации (до 36 дней) суммарное испарение влаги с поверхности микроценоза в атмосфере, содержащей 0,07 % CO_2, ниже на 40 %, чем в контроле, а интенсивность транспирации единицы листовой поверхности — на 60 %. В дальнейшем интенсивный рост листьев на боковых побегах и увеличение площади листьев в опытном варианте приводят к резкому повышению (на 25 %) испарения в целом с поверхности посева, что объясняется замедленным старением листьев.

2.4. Дыхание и общий баланс сухого вещества у пшеницы

Дыхательная способность (ДС) органов растения в ходе вегетации неуклонно снижается (рис. 24). Онтогенетический ход дыхательной способности существенно изменяется при расчете на азот.

Двукратное снижение концентрации азота в биомассе главного побега за период кущение — колошение сопровождается снижением дыхательной способности с 3,5 до 1,5 мл O_2/(г сухой массы·ч). Дальнейшее снижение концентрации азота во второй половине вегетации проис-

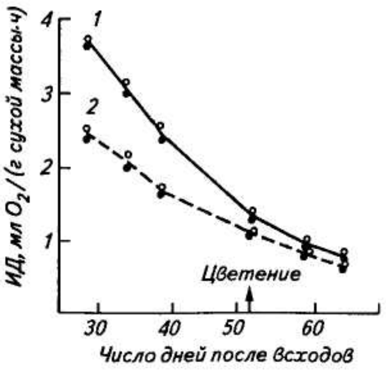
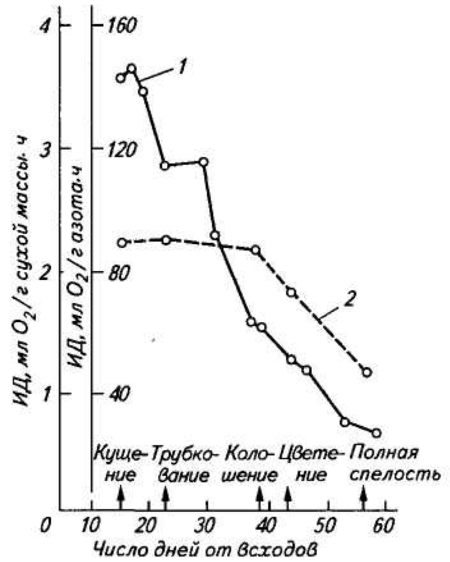


Рис. 24. Динамика дыхательной способности надземной части и корней в онтогенезе яровой пшеницы:
1— надземная часть; *2*— корни; ○ — Саратовская 42; ● — Саратовская 41

Рис. 25. Динамика дыхательной способности главного побега яровой пшеницы Саратовская 42 при расчете на сухую массу *(1)* и азот *(2)*



ходит на фоне уменьшения дыхательной способности при расчете как на сухую массу, так и на азот (рис. 25). Причем для побега она выше, за исключением фазы молочной спелости, когда ДС корней и побега практически одинакова. Сухая масса корня достигает максимума в конце фазы трубкования, в дальнейшем снижается и перед уборкой составляет лишь 67 % от максимальной.

Максимальные величины дыхательных затрат корневой системы и побега не совпадают по времени: у надземной части они наблюдаются в фазе цветения, а у корневой системы — почти за 2 нед до цветения. Доля корневой системы в дыхательных затратах целого растения максимальна в фазе трубкования и достигает 30—35 %. Затем следует ее быстрое снижение, связанное с интенсивным ростом надземных органов, и к фазе цветения дыхательные затраты корней не превышают 10 %, а к фазе молочной спелости — 4—5 % от суммарных затрат растения.

Данные о динамике сухой массы и дыхательных затрат в онтогенезе растений позволяют оценить долю ассимилятов, потребляемых корневой системой пшеницы в различные периоды вегетации. В фазе трубкования в корни поступает 22—25 % фотоассимилятов, из которых 8—9 % расходуется на дыхание, а остальные 14—16 % (или 2/3 от общего поступления ассимилятов в корни) — на рост. В фазе молочной спелости количество ассимилятов, потребляемых в дыхательном газообмене корней, составляет лишь 4—6 % от суммарного фотосинтеза. Основная часть ассимилятов на заключительных этапах вегетации используется на дыхание (62—78 %) и рост (16—34 %) надземной массы растений. Относительный расход ассимилятов на дыхание увеличивается в ходе вегетации с 35—37 до 68—84 %, т. е. приблизительно в 2 раза. Из общей суммы дыхательных затрат главного побега 30 % приходится на колос, 18—20 — на листья и более 50 % — на соломину с листовыми влагалищами.

По сравнению с периодом вегетативного роста удельные дыхательные затраты гораздо выше, а в последние дни онтогенеза часто отмечается даже отрицательный баланс сухой массы, т. е. растения расходуют на дыхание и часть веществ, накопленных ранее, что типично для засушливых условий выращивания.

Исходя из уравнения регрессии, определены коэффициенты дыхания на рост *(a)* и на поддержание *(b),* которые составили в сутки: $a = 0{,}33$ и $b = 0{,}023$. Таким образом, главный побег расходует за сутки на дыхание поддержания в среднем 2,3 % сухой биомассы (в пересчете на CH_2O), а эффективность превращения ассимилятов в структурную биомассу составляет 0,75.

2.5. Накопление и распределение азота в растениях пшеницы

Потребление азота почвы растениями пшеницы начинается сразу после прорастания семян. Первоначально идет использование азота семени, и уже к моменту полного развертывания первого настоящего листа количество азота в проростке значительно превышает его содержание в семени. Пшеница потребляет азот по крайней мере до фазы молочно-восковой спелости зерна. В некоторых исследованиях установлена прибавка азота в надземной части растений даже в последние дни перед полной спелостью, что представляет собой не первичный азот, а азот, оттекающий из отмирающей корневой системы.

После цветения главным потребителем азота становятся формирующиеся и наливающиеся зерновки. Основным источником поступления азота в зерно является азот, реутилизируемый из стареющих и отмирающих вегетативных органов и незерновых элементов колоса (мякины). В среднем за 13 лет реутилизируется более 67 % азота, содержащегося в главном побеге в фазе цветения. При этом характер реутилизации азота из различных органов побега неодинаков (табл. 7). Уровень реутилизации из мякины очень слабо варьировал по годам, а из листьев и стеблей реутилизация была более интенсивной в засушливые годы по сравнению с влажными. В холодные годы реутилизация из листьев более интенсивна, а из соломины, наоборот, менее интенсивна, чем в теплые годы.

Если сумму реутилизируемого после цветения азота принять за 100 %, то вклад листьев в среднем, по многолетним данным, составил 35 %, соломины с листовыми влагалищами — 39 и мякины — 26 %, причем это соотношение мало варьировало по годам.

7. Реутилизация азота за период цветение — восковая спелость зерна из различных частей побега, % к количеству азота в фазе цветения

Характеристика лет	Листья	Стебель с листовыми влагалищами	Мякина	Побег в целом
Влажные	68,0	62,5	64,8	65,0
Засушливые	75,0	70,9	63,4	70,0
Холодные	76,2	63,7	66,0	68,4
Теплые	68,2	75,0	63,0	69,5
В среднем за все годы	71,4	66,2	63,8	67,2

По данным В. А. Кумакова с сотр. (1994), вклад вторичного азота в накопление азота зерновкой составил 78,2 % и соответственно первичного — 21,8 %. Вместе с тем поступление первичного азота в растения и его вклад в накопление азота зерном очень широко варьируют по годам (табл. 8). Это связано как с условиями вегетации, так и с общим состоянием растений. Так, в острозасушливые годы у сортов, неустойчивых к засухе, наблюдались даже потери азота, т. е. растения не только не поглощали азот, но даже не в состоянии были использовать на налив зерна и часть вторичного азота.

8. Вклад первичного и вторичного азота в общее накопление азота зерном главного побега яровой пшеницы Саратовская 29

Годы	Поступление азота в зерно, мг			Доля вторичного азота, %
	Всего	В том числе		
		первичного	вторичного	
Влажные	18,3	14,1	4,2	22,9
Засушливые	12,2	9,8	2,4	19,7
Холодные	16,2	13,4	2,8	17,3
Теплые	15,7	12,3	3,4	21,7

С фазы цветения и завязывания зерновок изменяется направление потока ассимилятов, которые теперь распределяются между растущими зерновками и завершающей рост и накапливающей запасные вещества соломиной. При высоких температурах, обусловливающих быстрый рост зерновок, уже в первые 10 дней после цветения подавляющая часть ассимилятов направляется в зерно (табл. 9).

9. Прирост сухой массы (нетто-фотосинтез) и ее распределение между зерном и остальными частями главного побега в первые 10 дней после цветения яровой пшеницы Саратовская 29

Год и его характеристика	Прирост массы побега, мг			Доля ассимилятов, поступивших в зерно, % общего прироста побега
	всего	в том числе		
		зерно	остальные части	
1987 и 1988 -засушливые, очень жаркие (в среднем)	395	322	73	82
1991 —засушливый, умеренно жаркий	386	287	99	74
1989 — влажный, теплый	410	246	164	60
1990 — влажный, холодный	532	110	422	21

Независимо от условий года в этот начальный период общее производство ассимилятов превышает потребности зерновок, в последующий же период налив зерна идет как за счет фотосинтеза, так и за счет мобилизации ранее накопленных веществ. В таблице 10 приведены многолетние данные по сорту Саратовская 29 о роли первичных и вторичных источников поступления сухого вещества в зерно за период цветение — восковая спелость.

10. Относительная роль фотосинтеза, происходящего после цветения (включая ассимиляты, поступающие непосредственно в зерно и временно депонируемые в стебле), и реутилизации структурных веществ в обеспечении налива зерна

Год	Фотосинтез	Реутилизация	Год	Фотосинтез	Реутилизация
	%			%	
1983	46	54	1988	72	28
1984	87	13	1989	100	0
1985	97	3	1990	100	0
1986	98	2	1991	96	4
1987	93	7	В среднем за все годы	88	12

Большую часть лет текущий фотосинтез полностью или почти полностью обеспечивал потребности зерна. Однако в годы с низким относительным приростом биомассы после цветения возникает необходимость в реутилизации части веществ, накопленных до цветения. Это прежде всего годы с нарастающей засухой и высокими температурами в период налива.

2.6. Урожай и качество зерна пшеницы

При выращивании пшеницы первостепенное значение уделяют созданию необходимых условий для накопления запасных белков, содержание и состав которых в первую очередь определяет качество зерна.

В зерновке пшеницы содержание белков может колебаться в широком пределе (9—18 %), а при создании оптимальных условий может достигать 25 %. У мягкой и твердой пшеницы запасные белки образуют клейковину, количество и качество которой тесно коррелирует с хлебопекарными и макаронными свойствами зерна.

Химический состав зерна пшеницы зависит от климата, плодородия почвы, агротехники, а также от сортовых особенностей культуры.

Зерно пшеницы, выращенное в разных регионах, сильно различается по содержанию белка, что объясняется местными климатическими особенностями. В России наибольшим содержанием белка в зерне характеризуются юго-восток европейской части страны, Предкавказье, Западная Сибирь, а также районы Восточной Сибири, Якутии и Хабаровского края.

Сопоставление гидротермического фактора (отношение осадков к температуре) с ходом накопления белка в зерне пшеницы показывает, что в районах, где отношение осадков к температуре во время развития растений смещается в сторону осадков, содержание белка в зерне низкое.

Из трех основных факторов климата (влага, тепло, свет), определяющих содержание белка в зерне пшеницы, ведущей является степень обеспеченности растений водой. Орошение вызывает в зерне пшеницы такие же изменения содержания белка, как и увеличение количества осадков (табл. 11).

11. Влияние орошения на урожайность зерна и выход белка с 1 га (Павлов)

Показатель	Сорт А		Сорт Б	
	поливы	без поливов	поливы	без поливов
Масса 1000 зерен, г	36,1	20,1	30,9	18,8
Число зерен в колосе	22,3	11,0	27,1	23,6
Урожайность зерна, ц/га	18,2	2,2	28,0	7,9
Белок в зерне, %	15,68	17,38	14,59	18,13
Количество белка в 1000 зернах, г	5,66	3,50	4,49	3,40
Выход белка:				
в пересчете на 1 га, кг	287	38	409	143
% к данным при поливе	100	13	100	35

Содержание белка при орошении, как видно из данных таблицы 11, снизилось на 11—24 % по сравнению с таковыми у неорошаемых растений. Вместе с тем валовой выход белка с 1 га за счет увеличения абсолютной массы зерна, числа зерен в колосе и густоты стояния растений при орошении был в 4—8 раз больше, чем на богаре.

Сорт Б оказался более устойчивым к дефициту влаги. Снижение же белковости зерна при орошении происходит потому, что потенциальная способность к биосинтезу белка, более высокая при орошении, лимитирована недостатком исходного материала для построения белка, т. к. содержание азотистых веществ в вегетативных органах орошаемых растений ниже, чем неорошаемых.

Избежать снижения белковости зерна при орошении и даже повысить содержание белка по сравнению с уровнем его у неорошаемых растений можно путем внесения азотных и других удобрений.

Наибольшего эффекта в повышении урожая зерна и содержания в нем белка достигают при дробном внесении удобрений, когда предпосевное внесение сочетается с подкормками в период вегетации. В этом случае обеспечивается бесперебойное снабжение растений азотом в течение всей вегетации (табл. 12).

12. Урожайность зерна пшеницы и содержание в нем азота при дробном внесении удобрений

Вариант опыта	Общий азот, %	Урожайность, ц/га
Без полива и без удобрений	3,17	14,6
Полив без удобрений	2,95	27,2
$N_{90}P_{90}$ перед поливом	3,25	45,3
Рад перед посевом + N_{45} в конце кущения + N_{45} в фазе колошения	4,43	47,6
P_{90} + N_{45} перед посевом + N_{45} в фазе колошения	3,56	51,7

Чем позднее давали азот, тем больше он влиял на качество зерна. Наибольшее повышение содержания белка (2,8 %) и клейковины (10 %) в зерне было отмечено при внесении азота в начале налива зерна. Урожай зерна при этом не увеличился.

Орошение наряду с накоплением суммарного белка в зерне влияет на фракционный состав этого белка. При орошении снижается содержание глиадина, но повышается количество солерастворимых белков и незначительно глютенинов (табл. 13).

13. Фракционный состав белка зерна пшеницы в зависимости от условий влагообеспеченности, %

Белковая фракция	Богара	Орошение
Солерастворимая	0,27	0,39
Глиадин	0,47	0,41
Глютелин	0,25	0,27

При орошении наблюдается также увеличение содержания в белке аминокислоты триптофан. Это происходит вследствие повышения содержания солерастворимой фракции (альбумины — глобулины), которая содержит больше триптофана, чем глютелин и особенно глиадин.

При орошении содержание крахмала в зерне пшеницы в отличие от белка повышается. При полной спелости зерна в зависимости от сорта оно на 3—9 % выше, чем на богаре.

2.7. «Истекание» зерна пшеницы (энзимо-микозное истощение семян)

В практике сельскохозяйственного производства нередки случаи, когда потери урожая зерна составляют 50 % и более. Это большей частью связано с явлением энзимо-микозного истощения семян (ЭМИС), которое давно было известно в различных регионах под названием «истекание» зерна во время его созревания и уборки. «Истекание» зерна часто встречается в Краснодарском крае, Западной Сибири и Нечерноземной зоне, где причиняет большой ущерб зерновому хозяйству страны при одновременном ухудшении качества зерна.

Развитие энзимо-микозного истощения семян пшеницы начинается под влиянием неблагоприятных погодных условий (обильные атмосферные осадки, сильные росы, туман и неблагоприятная температура) в период цветения, налива и созревания зерна, а также уборки урожая.

У растений, колосья которых были защищены от дождя и он попадал только на листья и стебли, урожай снизился на 4,7 %, а растения, у которых действию дождя подвергались все части, снизили урожай на 48,5 %. И, наконец, растения, у которых дождю подверглись только колосья, дали наибольшее снижение урожая — на 66,1 %. Это указывает на зависимость «истекания» зерна главным образом от смачивания колосьев. При этом происходит непосредственное вымывание из эндосперма растворимых углеводов. Так, под воздействием повышенных влажности и температуры (20—30°С) происходят значительные потери крахмала, составляющие в фазе молочной спелости у Безостой 1 — 24,2 %, Мироновс-

кой 808 — 17,3 и лишь у сорта Ibis (Германия) — 5,2 %, т. е. имеются сорта, устойчивые к «истеканию».

В результате «истекания» качество зерна ухудшается: снижается содержание крахмала, белка, натуры зерна и его стекловидное™, ухудшаются мукомольные и хлебопекарные качества (табл. 14).

14. Влияние энзимной стадии ЭМИС на озерненность колоса и технологические свойства озимой пшеницы (среднее за четыре года)

Характеристика сорта	Вариант опыта*	Число зерен в колосе	Стекловидность, %	Натура, г/л	Содержание в шроте, %		ИДК** (ед. прибора)
					сырой клейковины	белка	
Устойчивые:							
Заря	1	38	75	803	33,8	14,5	48 (хор.)
	2	32	69	792	32,0	12,2	62 (хор.)
Немчиновская 52	1	37	68	795	32,2	14,0	53 (хор.)
	2	30	62	780	28,6	13,6	65 (хор.)
Compal	1	54	69	800	32,0	15,0	49 (хор.)
	2	49	64	797	30,3	14,4	60 (хор.)
Ibis	1	42	72	780	31,4	14,1	47(хор.)
	2	39	67	770	29,7	13,8	68 (хор.)
Неустойчивые:							
Полукарлик 3	1	32	70	810	32,0	13,5	60 (хор.)
	2	18	35	736	25,1	10,2	81 (уд. сл.)
Безостая 1	1	38	62	828	32,4	15,0	72 (хор.)
	2	19	29	730	24,3	11,4	90 (уд. сл.)
Колос 80	1	39	67	815	30,6	15,3	70 (хор.)
	2	20	33	714	22,6	11,5	88 (уд. сл.)
Мироновская 808 (стандарт) — относительно устойчив	1	38	73	810	35,0	14,9	75 (хор.)
							82 (уд. сл.)
	2	26	55	785	32,0	13,6	
$НСР_{05}$		2	5		1,3	0,2	

*1—контроль (без увлажнения, под гидроизоляторами); 2 —опыт (в естественных условиях проводили дождевание).

** Качество клейковины (эластичность) ед. прибора ИДК: хор. — хорошая, уд. ел. — удовлетворительно слабая.

Потери питательных веществ при «истекании» зерна — обратимый процесс, и с прекращением воздействия повышенной влажности на растения пшеницы, уменьшением оводненности семян происходит инактивация гидролитических ферментов; синтез запасных веществ в генеративных органах и зерновке восстанавливается. Однако если растения в фазе цветения, молочной, восковой и полной спелости вновь попадают в условия повышенной влажности, то сильная оводненность семян, накопление первич-

ных продуктов синтеза, высокомолекулярных соединений ведут к повышению осмотического давления внутри зерновок. Целостность клеточных стенок нарушается, и образуются макро- и микротравмы (микротрещины в клеточных стенках и разрывы в семенных оболочках).

Отмеченные процессы характеризуют первую *неинфекционную,* или *энзимную, стадию энзимо-микозного истощения семян пшеницы.*

При нарушении целостности оболочек тканей лодикул, генеративных органов и семян происходит изливание сахара и других веществ (продуктов гидролиза крахмала и белков) на поверхность этих органов, при этом смачиваются также чешуи и стержни колоса. Создается идеальная питательная среда для грибов и бактерий. Возникает вторая — *инфекционная,* или *микозная, стадия истощения семян пшеницы.* Прорастая, грибы и бактерии продуцируют ферменты, усиливающие гидролиз и окислительный распад запасных веществ зерна. При каждом новом увлажнении колосьев и зерна образуются новые «порции» водорастворимых продуктов гидролиза белков, углеводов, что является °Свежей» питательной средой для грибов, активизирует их метаболизм и способствует дополнительному разрушению зерна. В этих условиях некоторые сапрофитные грибы проявляют паразитические свойства.

Таким образом, «истекание» семян начинается как неинфекционный патологический процесс под воздействием абиотических факторов (повышенные атмосферные осадки и благоприятные температуры), который затем усугубляется факторами биотического (инфекционного) характера.

В настоящее время в селекции повышение устойчивости к абиотическим факторам и биотическим условиям «истекания» зерна пшеницы является стратегическим направлением. Этого можно достичь путем создания улучшенных биотипов, новых сортов растений, которые имеют комплексную устойчивость к стрессовым факторам среды. Из генофонда зерновых культур выделены ценные образцы, являющиеся донорами и генетическими источниками устойчивости, которые используют в селекционном процессе. Уже созданы сорта пшеницы, устойчивые к «истеканию» зерна, дающие более высокие урожаи по сравнению с районированными сортами. Это свидетельствует о том, что с помощью целенаправленной селекции можно создавать сорта пшеницы, устойчивые к ЭМИС.

2.8. Прорастание зерна в колосе

Ежегодно в мире из-за прорастания зерна в колосьях на корню и в валках теряется от 30 до 50 % урожая. Даже в Нижнем Поволжье, достаточно засушливом регионе России, бывают

годы, когда количество осадков за период вегетации в 2—3 раза превышает средние многолетние нормы, что является одной из причин проявления третьей стадии вредоносного заболевания — *энзимо-микозного истощения* — прорастания зерна в колосьях на корню и в валках. Это приводит к резкому ухудшению мукомольных и хлебопекарных качеств знаменитых саратовских твердых пшениц.

Следует отметить, что при углеводно-белковом истощении зерна (энзимной стадии ЭМИС) происходит реактивация гидролитических ферментов, в первую очередь α-амилаз и протеаз (см. стр. 57). Повышение активности гидролаз связано со степенью оводненности зерновки. Свойство зерна удерживать влагу является сортовой особенностью, которая зависит от проницаемости семенной оболочки, способности белков и крахмала связывать воду. Поэтому в условиях повышенной влажности реактивация гидролитических ферментов у сортов будет происходить с разной скоростью. При длительном воздействии на растения пшеницы (двое суток и более) повышенной влажности воздуха в сочетании с относительно высокой температурой (20—30 °С) происходит синтез амилаз, способствующих прорастанию под действием гиббереллина. Увеличение содержания воды в зерне ржи и пшеницы в процессе созревания, обусловленное избыточным увлажнением (дожди, туманы), приводит к увеличению гиббереллина (GA_3), индуцирующего накопление α-амилазы, и зерно прорастает в колосе на корню, в валках скошенного хлеба или во влажном ворохе. Эта особая форма энзимного истощения наблюдается в фазах восковой и полной спелости растений пшеницы, ржи и тритикале. При этом амилазы гидролизуют крахмальные гранулы и крахмальный клейстер, инициируя расщепление крахмальных гранул и постепенное изменение их формы.

Проросшее зерно имеет более крупный зародыш коричневой окраски с зародышевым корешком и характеризуется интенсивным дыханием.

Прорастание зерна отрицательно влияет на его лабораторную и полевую всхожесть, а также на пораженность колосьев и зерна болезнями, которые развиваются на богатой сахарами и другими питательными водорастворимыми веществами поверхности зерна. В таких условиях численность фитопатогенов возрастает в геометрической прогрессии.

У проросшего зерна изменяется весь белковый комплекс, что приводит к снижению стекловидное™, содержания и ухудшению качества клейковины. Эти показатели влияют на физические свойства теста. При замесе теста снижаются водопоглотительная способность муки, скорость образования, устойчивость, стабильность и эластичность теста. Наряду с клейковиной зерна важное значение для хлебопечения имеет качество крахмала. Мука с разъеденными крахмальными гранулами не дает хорошего хлеба.

Прорастанию подвержены как белозерные, так и краснозерные сорта пшеницы.

В настоящее время путем целенаправленной селекции созданы сорта озимой ржи и пшеницы, генетически устойчивые к прорастанию зерна на корню и в валках, т. е. процесс прорастания управляем. К таким сортам относятся Otello (Швеция), Альфа, Восход 2 (НИИСХ ЦРНЗ) — озимая рожь; Саратовская 57; Саратовская золотистая (НИИСХ Юго-Востока) — белозерные сорта пшеницы; Заря, Московская 39 (НИИСХ ЦРНЗ), Казанская 285 (Татарстан) — краснозерные сорта пшеницы; Виктор, Гермес (НИИСХ ЦРНЗ), Никан (МОВИР) - тритикале.

В общем комплексе методов и средств защиты урожая от энзимо-микозного истощения семян наряду с устойчивостью сорта установлена эффективность ретардантов. Ретарданты (ТУР, гидрел, дигидрел), являясь эффективными средствами защиты пшеницы от ЭМИС, повышают устойчивость агрофитоценозов к полеганию. Они способны индуцировать свойства устойчивости у растений, обработанных этими препаратами. Это выражается в повышении устойчивости не только сортов, склонных к полеганию, но и практически неполегающих сортов пшеницы и ячменя, а также при перестое на корню и при отлежке скошенных хлебов в валках.

2.9. Полегание пшеницы

Различают два типа полегания. Первый тип — *прикорневое полегание;* может происходить в начале стеблевания при избытке в почве азота или слишком высокой норме высева семян. Оно зависит от особенностей строения не только стебля, но и влагалища третьего листа. Особенно опасно полегание во время роста первого и второго междоузлий, когда ткани еще молоды и легко изгибаются. Второй тип — *стеблевое полегание;* оно связано с недостаточным развитием механических тканей третьего — пятого и особенно самого верхнего междоузлий. Сопротивление стебля изгибу и излому у разных сортов неодинаково. В зависимости от сорта оно колеблется от 269 до 668 г.

Полегание пшеницы наблюдается в разные фазы развития растений, чаще всего в конце фазы молочной спелости, когда колос имеет наибольшую массу. В этот период при неблагоприятных условиях (сильный дождь и ветер, высокая влажность почвы) полегание пшеницы обычно происходит в изгибе второго междоузлия.

При изучении полегания пшеницы сравнительно детально исследованы анатомия и физиологические особенности роста междоузлий. Между прочностью нижних междоузлий, внутренней структурой стебля, его анатомическим строением имеется прямая зависимость. Так, склонные к полеганию сорта характеризу-

ются стеблем с нешироким кольцом механической ткани и небольшим числом сосудисто-волокнистых пучков. Слабо полегающие и устойчивые к полеганию сорта обладают широким механическим кольцом и большим количеством сосудисто-волокнистых пучков.

Существует также связь между строением подземных междоузлий, мощностью узловых корней и степенью устойчивости сорта к полеганию. Известно, что у неполегающих и слабополегающих сортов корни толстые, упругие, часто радиально расходятся от узла кущения. Склонные к полеганию сорта характеризуются мочковатой, идущей вертикально вниз корневой системой.

Большой диаметр корня и центрального цилиндра чаще свойствен неполегающим сортам, и наоборот, полегающие сорта характеризуются меньшим диаметром центрального цилиндра.

В пределах одного и того же сорта на длину междоузлий, толщину стебля и устойчивость его к полеганию большое влияние оказывают температура, интенсивность и спектральный состав света, влажность воздуха и почвы. Наиболее интенсивно междоузлия стебля растут при температуре 24—25 °С. Средняя температура (12—16°С) способствует нормальному росту устойчивого к полеганию стебля в длину и толщину. Температура почвы на 8—10 ^{o}С ниже температуры воздуха также благоприятствует лучшему развитию корневой системы и подземных междоузлий стебля.

Высокая освещенность растений, особенно с преобладанием в световом потоке сине-фиолетовых лучей, способствует формированию короткой прочной соломины, и наоборот, при недостаточной интенсивности света и резко выраженной красно-оранжевой части спектра растения вытягиваются и полегают.

На устойчивость растений к полеганию положительно влияет дробное внесение азотных на фоне повышенных доз фосфорно-калийных удобрений. Избыток азота снижает устойчивость пшеницы к полеганию. Навоз, усиливая рост стебля, благодаря содержанию азота и физиологически активных веществ при внесении очень больших доз во влажные годы способствует полеганию хлебов. Выявлено, что ретардант хлорхолинхлорид (ССС) тормозит рост осевых органов в длину. У пшеницы это проявляется в сокращении роста стебля и особенно тех междоузлий, рост которых в длину приводит к полеганию. Применение ССС вызывает утолщение кольца механической ткани и паренхимы стебля, что повышает его механическую прочность. Растения воспринимают ССС через листья и корни. Корни под его влиянием немного сокращаются, поэтому сухая масса их не повышается.

Для сокращения высоты стебля наиболее эффективно внесение ССС на четвертом и пятом этапах органогенеза (выход в трубку — начало стеблевания). При этом длина второго и третьего междоузлий сокращается.

Потери урожая пшеницы от полегания, а также сложность уборки таких колосьев побудили селекционеров обратить особое внимание на выведение неполегающих короткостебельных сортов.

Высокая устойчивость к полеганию характерна для полукарликовых сортов с двумя генами карликовости. Они отличаются также хорошими анатомическими и механическими показателями соломины. Еще большей абсолютной устойчивостью обладают карликовые пшеницы, несущие три рецессивных, или доминантных, гена карликовости. Эти сорта не полегают даже при очень высоких дозах азота.

Таким образом, у короткостебельных сортов пшеницы значительно выше урожайность за счет высокой устойчивости к полеганию (прочности стебля) и способности использовать высокие дозы азота и органических удобрений. Ярким примером такого сорта является озимая пшеница Безостая 1.

Контрольные вопросы и задания

1. Перечислите основные показатели фотосинтетической деятельности посевов пшеницы. 2. Назовите индекс листовой поверхности (ИЛП) и фотосинтетический потенциал (ФП) обеспеченных посевов пшеницы в Центральном регионе России. 3. Почему карликовые и полукарликовые сорта пшеницы снижают урожайность в засушливые годы сильнее, чем обычные сорта? 4. От каких параметров растения зависит чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) пшеницы? 5. Назовите агротехнические приемы, способствующие увеличению КПД ФАР посевов пшеницы. Каковы КПД ФАР в Центральном регионе России? 6. Какова роль дыхания в продукционном процессе пшеницы? 7. Каковы фотосинтез и дыхание нелистовых органов пшеницы? 8. Каков вклад реутилизации в накопление сухого вещества зерном пшеницы? 9. Расскажите о влиянии основных элементов минерального питания на урожайность и качество зерна пшеницы. 10. Каковы средние величины сезонного водопотребления пшеницы в Центральном регионе России? 11. Какие структурно-анатомические и физиолого-биохимические особенности отличают засухоустойчивые сорта пшеницы? 12. Назовите причины полегания посевов пшеницы. 13. Какова физиологическая природа процесса устойчивости (закаливания) пшеницы к отрицательным температурам? 14. Каковы условия, благоприятствующие «истеканию» зерна пшеницы? 15. Какие этапы органогенеза пшеницы являются критическими для формирования урожая?

Глава 3
КУКУРУЗА

Кукуруза — одна из основных культур современного мирового растениеводства. Это связано с ее высокой урожайностью и разносторонним использованием.

Кукурузу на зерно возделывают в основном в теплых регионах мира. Однако благодаря селекции раннеспелых гибридов она продвигается и в более северные регионы Европы.

Наиболее высокая урожайность кукурузы на зерно в Греции, Чили, Италии (90—95 ц/га).

Мировой спрос на кукурузу к 2020 г. достигнет 784 млн т (Rosegrant et al, 1999). Для его удовлетворения без увеличения площадей под кукурузой необходим ежегодный прирост урожайности 1,5 %. Однако с 80-х гг. XX в. ежегодный прирост урожайности в мире составлял 1,2 %, а в развивающихся странах не превышал 1 %. Хотя повышение урожайности кукурузы в последние годы связывают с возросшей ролью молекулярной генетики и трансгенных гибридов, масштабы и вклад традиционной селекции не снижаются. Если в 80-е гг. XX в. гибриды сохранялись на рынке обычно в течение семи лет, то теперь время их жизни сократилось до четырех лет (Duvich, Casman). Новые гибриды вытесняют старые преимущественно благодаря более высокой урожайности в загущенных посевах, лучшей приспосабливаемости к недостатку тепла и устойчивости к болезням, вредителям и гербицидам.

3.1. Морфологические особенности, рост и развитие растений

Кукуруза (Zea mays L.) относится к классу однодольных, семейству мятликовых. Растения этого вида имеют диплоидный набор хромосом (2n = 20). Кукуруза в диком виде неизвестна. В Мексике на глубине 73 м в торфах под бывшим озером найдена пыльца кукурузы, возраст которой примерно 60 тыс. лет. Под влиянием многовековой и разносторонней селекции возникло огромное разнообразие форм кукурузы.

Корневая система кукурузы мощная, мочковатая, способная выдерживать большую статическую нагрузку и предотвращать полегание крупных растений. На почвах с рыхлым сложением подпахотных горизонтов корни проникают на глубину до 3 м, а в гори-

зонтальном направлении распространяются в радиусе более 1 м. До 60 % корней располагаются в пахотном слое почвы.

Корневая система кукурузы имеет четко выраженный ярусный характер. Выделяют пять типов корней, различающихся по срокам образования, характеру роста и роли в жизни растений: зародышевые, боковые зародышевые, мезокотильные (эпикотильные), подземные узловые (стеблеузловые) и воздушные (опорные) узловые (стеблеузловые).

Первые 2—3 нед основную роль в снабжении растений водой и питательными веществами играют зародышевые корни. Число боковых зародышевых корней генетически предопределено и может достигать 13. Растения болезненно переносят повреждение зародышевых корней при обработке пропашными агрегатами до фазы 8—9-го листа.

Распределение корней растений кукурузы по профилю почвы и их густота определяются физико-химическими свойствами почвы, особенностями сорта (гибрида).

Кукуруза хорошо развивается и имеет высокую поглощающую способность корней, если на протяжении всей вегетации содержание кислорода в почве не менее 18—20 %. При уменьшении концентрации кислорода до 10 % рост корней замедляется, а при 5 % — прекращается. В условиях недостатка кислорода в корнях кукурузы образуются воздухоносные полости, что свидетельствует об их повышенной чувствительности к содержанию кислорода в почве.

Рост корней и других органов растений определяется интенсивностью деления и последующего растяжения клеток. При росте корня растяжением происходит постоянное увеличение в клетках гидростатического давления на клеточные стенки, что позволяет корням преодолевать сопротивление почвенных частиц в процессе движения по почвенным порам. Оптимальная для кукурузы плотность среднесуглинистых почв находится в пределах 1,1—1,3 г/см^3. Установлены генотипические различия в уровне гидростатического давления в растущих клетках, способности преодолевать механическое противодействие почвы («Силу почвы»). На кафедре физиологии растений МСХА предложен способ определения максимального давления (силы роста), развиваемого корнями и ростками прорастающих семян (табл. 15). Способ основан на измерении величины пневматического давления в замкнутой камере, при котором рост проростков прекращается. Это давление и определяет максимальную силу роста семян. Предложенный метод — хорошая модель для изучения физиологии прорастания семян кукурузы и других культур (наборов сортов, фракций семян) в условиях, имитирующих сопротивление почвы росту корня и проростка. В опытах максимальное гидростатическое давление корней кукурузы, при котором еще наблюдалось увеличение зоны растяжения корня, составляло 300—600 кПа, что соответствует плотности почвы примерно 1,4—1,6 г/см^3.

15. Влияние пневматического давления на растяжение зародышевого корня и ростка семени кукурузы (гибрид Днепровский 247)

Давление, кПа	Количество проросших семян, %	Длина, см		Зона растяжения корня, см
		корень	росток	
Контроль (0)	96	5,89	1,49	2,04
100	95	5,24	1,37	2,34
200	92	6,07	1,84	1,69
300	90	3,34	1,09	1,41
400	88	2,91	0,86	1,18
600	88	1,77	0,42	0,52
800	80	0,80	0,35	—

Стебель кукурузы толщиной от 2 до 7 см, хорошо облиствен, прямостоячий, округлый, гладкий. Междоузлия стебля (3—5 междоузлий находятся в почве) разделены утолщенными стеблевыми узлами, каждый из которых охватывает влагалище листа. Число узлов генетически закреплено и мало зависит от условий выращивания. Стебель у некоторых сортов ветвится, образуя боковые побеги — пасынки, которые, как правило, не имеют початков. Сердцевина стебля, в которой находятся сосудистые пучки, до налива зерна содержит 8—12 % сахара.

Высота растений кукурузы в зависимости от сорта, почвенно-климатических условий и агротехники колеблется от 0,5 до 7 м. В Нечерноземной зоне она нередко достигает 3—3,5 м. Позднеспелые сорта и гибриды более высокорослые.

Листья кукурузы крупные, лилейные, цельнокрайные, состоят из листовой пластинки, листового влагалища и лигулы (листового язычка). Число листьев зависит от группы спелости гибрида: оно колеблется от 8 у раннеспелых до 48 у позднеспелых гибридов. У распространенных в нашей стране гибридов 9—16 листьев. Растения с узкими желобообразными листьями, отходящими от стебля под острым углом, более урожайны и используют даже незначительные осадки и росу, стекающие по листьям и стеблю к корням.

Общая поверхность листьев одного растения в зависимости от гибрида и агротехники составляет 0,3—1,5 м^2. Максимальной величины она достигает к концу цветения. Обилие устьиц (100— 200 млн на одном растении) обеспечивает благоприятные условия для газообмена растений. В жаркое время дня листья скручиваются, их верхняя поверхность покрыта волосками, что предохраняет растение от излишнего испарения влаги.

Кукуруза — однодомное растение. Мужские двухцветковые колоски образуют на верхушке стебля соцветие — метелку, а женские колоски с двумя цветками, один из которых редуцирован, — початки с видоизмененными листьями, образующими обертку. Число продольных рядов цветков в початке от 8 до 16. Пестик с

крупной завязью и очень длинным столбиком. Во время цветения он выходит за пределы обертки. Периоды цветения метелки и початка на одном растении не совпадают. Метелка зацветает на 2—4 дня раньше, что обеспечивает перекрестное опыление. Пыльца разносится ветром. Для опыления наиболее благоприятна теплая влажная с легким ветром погода. Неблагоприятные условия в период цветения ведут к череззернице.

Пыльцевое зерно и пыльцевая трубка содержат достаточно питательных веществ для начальных этапов развития. Но когда пыльцевая трубка должна расти через удлиненный столбик, она использует питательные вещества его клеток. У кукурузы длина столбика цветка, расположенного в нижней части соцветия-початка, может превышать 30 см. Поэтому прорастание пыльцы служит своего рода барьером, преодолеть который неполноценные в том или ином отношении мужские гаметы не могут. Для компенсации таких потерь формируется очень большое количество пыльцевых зерен. На одной метелке кукурузы их образуется 20—25 млн.

Зерна находятся на початке в попарно расположенных рядах по 25—50 шт. в каждом. Диаметр стержня и доля его в сырой массе початка сильно колеблются в зависимости от гибрида. Спелое зерно кукурузы состоит из трех основных частей: семенной кожуры—перикарпа (6%), эндосперма (84%) и зародыша (10%). По форме зерна выделяют следующие группы кукурузы: зубовидную, кремнистую, мелкосемянную, сахарную, крахмалистую, восковидную и пленчатую. Основное значение в нашей стране и во всем мире имеют кремнистые и зубовидные формы. Размеры зерен колеблются от 2,8 мм у мелкосемянной кукурузы до 25 мм у крахмалистой, а масса 1000 зерен от 50 до 1200 г. В початке образуется от 200 до 1200 зерен.

Коэффициент размножения у кукурузы в 10 раз выше, чем у других зерновых культур.

У кукурузы выделяют следующие фенологические фазы: прорастание семян (зародышевой корешок обнаружен у 70 % зерновок), всходы (развертывается первый лист), фаза пяти листьев (переход растения к автотрофному питанию), кущение, начало стеблевания, фазы 7, 9, 11-го листьев, выметывание и цветение метелки, цветение початка, молочной, восковой и полной спелости.

Фенологические наблюдения, фиксирующие появление уже сформированных органов плодоношения, однако, недостаточны для детального выяснения процессов формирования початков и зерновок и активного вмешательства в ход формирования урожая. Этот недостаток фенологических наблюдений компенсируется наблюдением за прохождением основных этапов органогенеза. Кукуруза проходит те же этапы органогенеза, что и другие злаки. *Первый* и *второй этапы* характеризуются закладкой вегетативных органов. К концу второго этапа определяются число лис-

тьев главного побега и число побегов второго порядка. На последующих *(третьем — седьмом)* этапах идет формирование цветков. *Восьмой этап* - выметывание метелки — совпадает с фазой развития, обычно регистрируемой при фенологических наблюдениях.

Початок в своем развитии проходит 12 этапов органогенеза. На *девятом этапе* органогенеза початка протекают процессы цветения, опыления и оплодотворения; затем рыльце отмирает, столбики буреют и засыхают. *Десятый* и *одиннадцатый этапы* — формирование зерновки и молочная спелость. *Двенадцатый этап* — восковая спелость — завершается созреванием семян, т. е. фазой полной спелости.

Кукуруза характеризуется высокой продуктивностью. За короткое время она формирует больше органической массы, чем другие культурные растения. Содержание сухой массы всего растения увеличивается до начальных стадий созревания, а сухой массы в початках — до полного созревания зерна (рис. 26). В фазах молочной и восковой спелости образуется до 85 % сухой массы зерна.

Особое значение имеет изучение роста как индикаторного процесса, характеризующего степень экологической приспособленности растений к условиям их выращивания. Установлено, что кукурузе свойствен синусоидальный тип суточной периодичности роста.

В полевых условиях ведущим фактором, определяющим уровень и суточную динамику скорости ростовых процессов у кукурузы, является температура. Кривая скорости роста в основном ко-

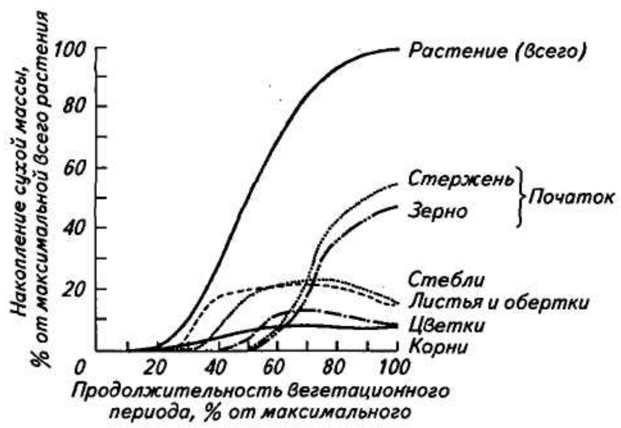


Рис. 26. Накопление сухой массы в целом растении кукурузы и в его органах (Д. Шпаар с соавт., 1999)

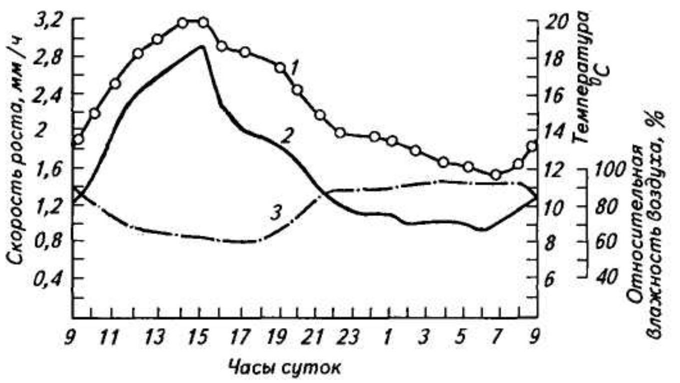


Рис. 27. Суточная периодичность роста кукурузы за период прохождения II—IV этапов органогенеза (Шевелуха, 1992):
1 — температура воздуха; *2* — скорость роста; *3* — относительная влажность воздуха

пирует суточную температурную кривую (рис. 27). Минимальная скорость роста совпадает с минимальной температурой и приходится на 5—6 ч. Обычно в дни с ясной погодой максимум скорости роста смещается на более ранние часы (10—11) и не совпадает с вершиной температурной кривой. В облачные дни максимумы скорости роста и температуры, как правило, совпадают во времени. Это относится только к условиям оптимальных или близких к ним температур.

Верхняя граница оптимальной для роста кукурузы температуры проходит примерно через 26 °С. При этой температуре наблюдаются наибольшие часовые приросты — от 2,6 до 6,5 мм в зависимости от биологических особенностей сортов и гибридов, этапов органогенеза и освещенности. При 27—29 °С скорость роста снижается в среднем на 10—15 %. В условиях благоприятного светового режима максимальная скорость роста регистрируется при 29 °С.

Нижняя граница оптимальной зоны температур нечеткая, что обусловлено комплексным характером влияния на рост факторов внешней среды. Однако в большинстве случаев она приближается к 22 °С. Ее можно принять за относительную нижнюю границу температурного оптимума для роста кукурузы.

Обычно у кукурузы рост стебля в высоту полностью прекращается в день отцветания последних цветков на боковых веточках метелки. Однако некоторая часть растений (от 10 до 30 %) и после полного завершения цветения метелок сохраняет способность к росту в высоту в течение 3—4 сут за счет удлинения 2—3 верхних междоузлий стебля и цветоноса. Суточные приросты стебля в этот период составляют 0,8—2 см.

3.2. Водный обмен

Кукуруза относится к сравнительно засухоустойчивым культурам, уступая лишь сорго и просу. Фотосинтез у нее протекает даже при водном дефиците 20—23 %, тогда как сахарная свекла начинает страдать уже при дефиците около 15 %. Однако интенсивность фотосинтеза кукурузы на орошаемых землях значительно выше, чем на неорошаемых. Благодаря мощной мочковатой корневой системе кукуруза энергично поглощает воду.

Требовательность кукурузы к влаге в начале вегетации невысокая. Несмотря на большие размеры мучнистой части зерна кукурузы, влажность почвы весной обычно достаточна для набухания и прорастания семян. Семена кукурузы с зародышем и без него поглощают воду с неодинаковой скоростью и в разном количестве. Наличие зародыша значительно увеличивает поглощение воды семенами. По времени это совпадает с переходом зародыша к активной жизнедеятельности.

До образования 7—8-го листа случаи недостатка влаги редки. Если в это время выпадает мало осадков (менее 30 мм в месяц), но стоит теплая погода, кукуруза развивает мощную корневую систему, проникающую глубоко в почву. Это создает хорошие предпосылки для формирования высокого урожая даже при условии недостаточной влагообеспеченности в последующий период.

Максимальный расход воды у кукурузы отмечен в фазы от выметывания метелки до молочной спелости (4—5 нед), когда растения быстро растут в высоту. Благоприятные условия для кукурузы в этот период создаются при выпадении 80—120 мм осадков и при влажности почвы более 60 %. Наибольшая величина среднесуточного водопотребления кукурузы отмечается в период выметывания — цветения метелок и сохраняется на высоком уровне до молочной спелости зерна (рис. 28). В зависимости от скороспелости гибридов расход воды составляет от 53 до 75 $м^3$/ (га·сут). Недостаток влаги в этот период, часто сопровождаемый и воздушной засухой, снижает эффективность фотосинтеза и жизнеспособность пыльцы. При засухе в фазе молочной спелости формируется морщинистое невыполненное зерно. Все это приводит к череззернице, уменьшению урожайности и ухудшению качества зерна. К водному стрессу особенно чувствительны зародыши семян. Поэтому очень важен отбор гибридов, способных добывать и рационально использовать влагу. Различные типы корней, входящие в мощно развитую корневую систему кукурузы, по-разному поглощают воду на протяжении вегетации. Первичные зародышевые корни поглощают воду на протяжении всей жизни растений, однако во второй половине вегетации преимущественную роль в обеспечении кукурузы водой играют узловые корни.

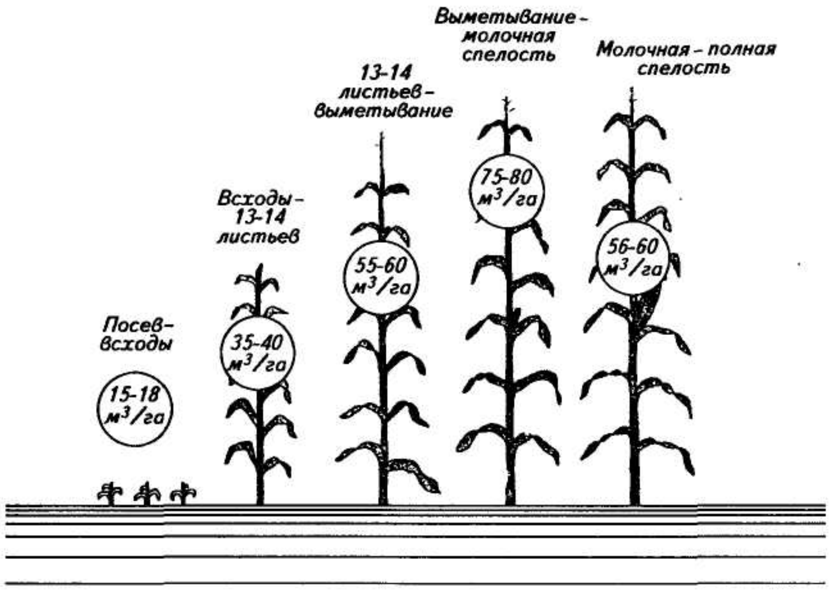


Рис. 28. Среднесуточный расход влаги посевами орошаемой кукурузы по фазам развития

В вегетационных опытах при засухе кукуруза быстро и четко реагировала на полив усилением ростовых процессов. При исходной влажности почвы 20 % полной влагоемкости реакция на полив наступает через 15—30 мин, в то время как у других зерновых культур латентный период составляет 45—60 мин. По мере повышения исходной влажности почвы период скрытого действия полива сначала постепенно, а затем при 28—30 % скачкообразно сокращается до 5 мин. При влажности 50 % и выше ростовые реакции растений кукурузы на полив отсутствуют.

В таком же направлении в зависимости от исходной влажности почвы меняется и скорость ростовых реакций у кукурузы. При повышении исходной влажности почвы путем полива на 20—30 % скорость линейного роста возрастает от 1,5 до 3—6 мм/ч, от 35 до 45 % — увеличивается в 2—3 раза, а при 50 % и более интенсивность ростовых процессов уже не меняется.

Температура воздуха также оказывает большое влияние на ростовые реакции кукурузы. Снижение ее до 9—9,3 °С вызывает увеличение латентного периода до 17,5—19 мин даже при исходной влажности почвы 31—39 %, тогда как при оптимальных температурах и влажности почвы ростовые реакции наступали через 5 мин. При температурах, граничащих с физиологическим минимумом для роста кукурузы (0—8 °С), ростовые реакции на полив отсутствуют.

Более слабое проявление ростовых реакций на полив в полевых условиях объясняется экологической засухоустойчивостью кукурузы, обусловленной хорошо развитой и глубоко проникающей в почву корневой системой.

Таким образом, ростовые реакции растений на полив являются объективным показателем их водообеспеченности и могут быть использованы для оценки селекционного материала на засухоустойчивость и определение сроков полива.

Кукуруза характеризуется высокой эффективностью использования воды. Транспирационный коэффициент у кукурузы составляет 350—400, в то время как у картофеля — 600—650, а у льна — 900. Однако транспирационные коэффициенты значительно возрастают у сельскохозяйственных культур, в том числе у кукурузы, при сильном ограничении водообеспечения на фоне высоких температур и солнечной инсоляции.

При улучшении влагообеспеченности кукурузы суммарное водопотребление повышается. При сочетании поливов с рациональным минеральным питанием наблюдается незначительный (до 8—9 %) рост суммарного расхода воды кукурузой за вегетацию. Последнее объясняется тем, что повышенная транспирация поливной и удобренной кукурузы в значительной мере компенсируется не только относительным, но и абсолютным снижением непроизводительного расхода воды на испарение с поверхности почвы.

Наиболее продуктивное использование воды кукурузой отмечено при поддержании влажности почвы не ниже 75—80 % НВ.

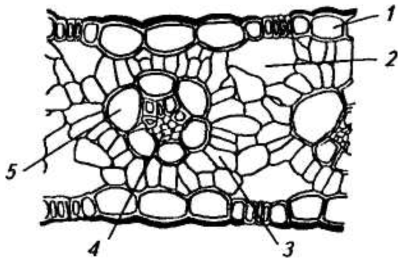
3.3. Формирование и функционирование фотосинтетического аппарата

По способу ассимиляции CO_2 кукуруза относится к НАДФ-МДГ (МДГ-малатдегидрогеназа, называемая также маликэнзимом) группе C_4-растений. Для растений этой группы характерен кранц-тип (от нем. kranz — венок, корона) анатомического строения листа, т. е. наличие явно отличающихся друг от друга фото синтезирующих клеток двух типов, которые располагаются концентрическими кругами: радиально расположенные вокруг проводящих пучков клетки обкладки и основной мезофилл (рис. 29).

Клетки обкладки проводящего пучка содержат крупные, лишенные гран (агранальные) хлоропласта. В клетках мезофилла находятся более мелкие гранальные хлоропласты. Эти два типа клеток физиологически неравноценны и выполняют разные звенья фотосинтеза.

CO_2, поступающий в лист через устьица, попадает в клетки мезофилла, где при участии ФЕП-карбоксилазы вступает в реакцию

Рис. 29. Поперечный разрез листа кукурузы:
1— эпидермис; *2*— межклетники; *3* — мезофилл; *4*— проводящий пучок; *5*— клетки обкладки



с ФЕП (фосфоенолпируватом), образуя щавелево-уксусную кислоту (ЩУК). Затем уже в хлоропластах ЩУК восстанавливается до яблочной кислоты (малата) за счет НАДФН, образующегося в ходе световой стадии фотосинтеза (рис. 30).

Затем малат переносится в клетки обкладки сосудистого пучка, где он подвергается окислительному декарбоксилированию малик-энзимом до пировиноградной кислоты (ПВК). Последняя снова диффундирует в мезофилл, где при участии АТФ происходит регенерация ФЕП, после чего цикл карбоксилирования повторяется с участием новой молекулы CO_2.

Образовавшиеся в результате окислительного декарбоксилирования малата CO_2 и НАДФН поступают в цикл Кальвина. Следовательно, именно клетки обкладки выполняют роль основной ассимилирующей ткани, поставляющей сахар в проводящую систему. Клетки мезофилла выполняют вспомогательную функцию — подкачку CO_2 и НАДФН для цикла Кальвина. Таким образом, агранальные хлоропласты клеток обкладки специализируются на темновой фазе фотосинтеза, здесь практически не происходит нециклическое фотофосфорилирование.

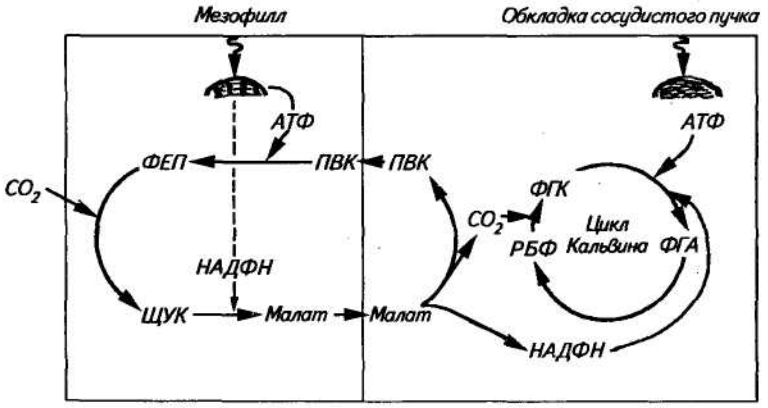


Рис. 30. Схема кооперативного функционирования клеток мезофилла и обкладки сосудистого пучка у C_4-растений

Для фотосинтетической фиксации CO_2 по циклу С4 в общем балансе по сравнению с циклом Кальвина требуются две дополнительные молекулы АТФ. Потребность в энергии для фиксации одной молекулы CO_2 составляет для C_3-растений 3 АТФ и 2 НАДФН, для C_4-растений — 5 АТФ и 2 НАДФН. Если рассчитывать потребность в энергии и восстановительных эквивалентах по количеству образовавшегося сахара, то эти различия еще более значительны. Несмотря на это, C_4-растения обладают более высокой продуктивностью фотосинтеза. Это объясняется тем, что у них CO_2, освободившийся в процессе фотодыхания, снова связывается хлоропластами. Если у C_3-растений доля фотодыхания в нетто-фотосинтезе составляет примерно 35 %, то у С4-растений 0—6 %, т. е. световое дыхание почти скомпенсировано связыванием CO_2 по C_4-пути. C_4-рас-тения характеризуются низким утлекислотным компенсационным пунктом (< 5 частей на миллион), тогда как у C_3-растений он достигает 45—60. Если у C_3-растений прирост показателя фиксации CO_2 на свету составляет до 3000 частей на миллион, то у C_4-растений повышение концентрации CO_2 в атмосфере не увеличивает интенсивность фотосинтеза. Поэтому в условиях постепенного естественного повышения концентрации CO_2 в атмосфере преимущества C_4-рас-тений могут уменьшаться. При концентрации 0,030—0,035 % показатель роста у C_4-растений [3—5 г сухого вещества/($м^2$·сут)] в несколько раз выше, чем у C_3-растений [0,5—2 г/($м^2$·сут)].

С экологически важным аспектом эффективного использования CO_2 связано и гораздо более благоприятное соотношение между транспирацией и накоплением сухого вещества. Это повышает продуктивность и эффективность использования воды растениями.

Одним из основных факторов эндогенной регуляции фотосинтеза является проводимость листа для молекул CO_2, тесно коррелирующая с интенсивностью фотосинтеза. Устьичная проводимость (УП), или проводимость в газовой фазе, колеблется в пределах 0,02—0,1 см/с в зависимости от количества и степени открытости устьиц. У кукурузы по сравнению с C_3-растениями устьичная проводимость ниже, что связано с меньшим количеством устьиц на единицу площади листьев и с меньшими размерами устьичных щелей.

Проводимость мезофилла (ПМ), или проводимость молекул CO_2, в жидкой фазе от клеточных стенок до стромы хлоропластов определяется прежде всего активностью карбоксилирующих ферментов фотосинтеза. У кукурузы ПМ существенно выше, чем у C_3-растений. Поэтому в целом проводимость листа для молекул CO_2 у кукурузы выше, что обеспечивает ее более высокую интенсивность фотосинтеза.

Проведенное на кафедре физиологии растений МСХА сравнительное изучение физиологических особенностей двух генотипов кукурузы — гибрида интенсивного типа КВС 701 и сорта старой селекции Воронежская 76, относящихся по скороспелости к одной группе, но обладающих разной потенциальной продуктивное -

тью, показало, что для гибрида по сравнению с сортом характерны более эректоидное расположение листьев, быстрое развертывание ассимиляционного аппарата, продолжительный период активного роста, большие значения ЧПФ и, как результат, образование большей биомассы. Кроме того, обладая высокой светотребовательностью, гибрид лучше адаптируется к широкому диапазону освещенности. В условиях повышенной облученности это достигается благодаря формированию листьев с большей удельной поверхностной плотностью (УПП) и большим количеством хлоропластов в единице объема листа (табл. 16).

16. Некоторые показатели мезоструктуры закончившего рост листа гибрида кукурузы КВС 701 (1) и сорта Воронежская 76 (2)

Показатель	Облученность, Вт/м'					
	160		80		40	
	1	2	1	2	1	2
Толщина листа, мкм	207	222	172	195	146	158
Объем хлоропласта, мкм^3	39,7/105,2	45,5/135,3	64,1/125,6	73,3/139,0	41,9/82,1	49,8/95,9
Объем клетки, 10^3 мкм^3	1,01/20,9	1,44/17,6	1,51/15,2	1,71/19,3	0,86/13,0	0,56/12,1
Число хлоропластов в клетке	11,3/57,0	10,3/46,3	0,4/46,8	11,0/46,1	8,3/38,45	6,2/31,6
Объем хлоропластов % от объема клетки	44,3/28,8	32,5/35,1	39,8/38,6	47,0/33,2	40,5/24,3	47,0/25,1
Число клеток в 1см^2 листа, 10^3	1293/159	340/126	815/76	777/103	483/38	624/24
Число хлоропластов в 1см^2 листа, 10^5	146/91	37/60	77/35	85/47	40/15	39/7
Количество обкладочных хлоропластов % от общего количества	38,3	38,1	31,6	35,7	26,8	16,2

Примечание. В числителе — мезофилльные клетки, в знаменателе — обкладочные клетки (хлоропласты).

В итоге это обеспечивает более эффективную работу ассимиляционного аппарата, что хорошо коррелирует с низкими значениями отношения суммарной поверхности наружных мембран хлоропластов в клетках мезофилла и пластид обкладки, с большей диффузионной проводимостью CO_2 мезофилла и повышенной активностью ключевого фермента фотосинтеза РБФ-карбоксилазы. В основе адаптации сорта кукурузы Воронежская 76 к средней и особенно пониженной освещенности лежат увеличение размеров хлоропластов, возрастание содержания хлорофилла в них и более высокие скорости фотохимических реакций.

Структурная адаптация листьев кукурузы к затенению сопровождается увеличением скорости транспорта электронов и фотофосфорилирования единичного хлоропласта на фоне торможения активности фотохимических процессов в расчете на единицу массы как листа, так и пигментов. Преимущества гибрида в контроле над остальными вариантами по фотохимической активности (ФХА) единицы массы листа обусловлены главным образом большим числом хлоропластов мезофилла, как и более высокая активность РБФК —большим количеством хлоропластов обкладки. Карбоксилазная активность единичного хлоропласта обкладки в контроле выше у современного гибрида, возрастает с увеличением затенения, но ниже, чем у сорта при 4-кратном затенении. Аналогично изменяется доля фосфорилирующего потока электронов от общего. В контроле она выше у гибрида, что указывает на преимущественное запасание энергии света мембранами его хлоропластов в форме АТФ. Это характерно, как правило, для сортов интенсивного типа. Вместе с тем при минимальной облученности преимущество имеет сорт ранней селекции, что свидетельствует о большей фосфорилированности хлорофилл-белкового комплекса, увеличивающей плотность электроотрицательных зарядов на мембранах и степень энергизации самих мембран. Однако это не сказывается заметно на межсортовых различиях по скорости нециклического фотофосфорилирования в расчете как на массу листа, так и на единичный хлоропласт мезофилла (табл. 17).

17. Функциональная характеристика листа кукурузы (Кошкин)

Показатель	Облученность, Вт/м^2					
	160		80		40	
	1	2	1	2	1	2
Активность РБФК, ммоль CO_2 / (г·ч)	0,86	0,55	0,49	0,41	0,33	0,30
Активность ФЭПК, ммоль CO_2 / (г·ч)	2,48	3,64	2,84	4,87	2,64	3,31
ФХА, ммоль, г/ч	12,2	8,6	8,2	11,9	6,3	6,8
ИФ, ммоль CO_2 / (г·ч)	2,82	3,52	1,47	1,63	0,89	0,93
ИД ммоль CO_2 / (г·ч)	0,17	0,11	0,09	0,09	0,07	0,07

Примечание. 1 — гибрид кукурузы КВС 701, 2 — сорт Воронежская 76.

Интенсивность дыхания (ИД) единицы белка в отличие от интенсивности фотосинтеза (ИФ) в расчете на растворимый белок мало зависит от условий выращивания.

Таким образом, несмотря на широкий и различающийся диапазон фенотипической изменчивости структурных и функциональных параметров у сортов, определяемый их разной светотребовательностью, соотношение многих показателей изменяется в довольно узких пределах. Это относится прежде всего к ИФ и карбоксилазной активности средней пластиды, что указывает на доминирующую роль числа пластид в регуляции фотосинтеза единицы площади листа при разной облученности.

Как отмечает А. Т. Мокроносов, на протяжении столетий и до настоящего времени выведение все более продуктивных сортов растений основывалось на экстенсивном типе продукционного процесса. Выводили сорта, позволяющие разместить все большее количество фотосинтезирующих единиц (площади листьев, хлоропластов) в единице объема и площади посева при максимально возможной продолжительности активного фотосинтеза (см. с. 30). Эти сорта отличались способностью формировать в фитоценозе высокий ассимиляционный потенциал, но их фотосинтетический аппарат, его активность почти не затрагивались и сохранялись на уровне, близком к фотосинтезу исходных форм.

В многочисленных опытах с гетерозисными гибридами кукурузы и пшеницы определенной связи между интенсивностью усвоения CO_2 и продуктивностью гибридов и их родительских линий не обнаружено. В одних случаях интенсивность фотосинтеза у гибридов и родительских форм была одинаковой, в других — они уступали исходным линиям по скорости усвоения CO_2. Хотя урожайность сортов и гибридов отчетливо коррелирует с площадью листовой поверхности и менее четко — с интенсивностью фотосинтеза, само формирование большей массы листьев является результатом высокой фотосинтетической продуктивности. Поэтому вряд ли можно противопоставлять оба фактора продуктивности, неразрывно связанные между собой. Повышение продуктивности растений происходит только при одновременном увеличении возможностей доноров и акцепторов продуктов фотосинтеза.

В системе фотосинтез — дыхание — распределение ассимиля-тов главная роль в формировании урожая принадлежит распределению ассимилятов. По сравнению с активностью фотосинтетического аппарата, которая изменяется незначительно, процессы распределения ассимилятов, связанные с аттрагирующей способностью и потенциальной активностью меристем растущих органов, отличаются значительной наследственной изменчивостью.

Растущие органы растения создают мощные центры мобилизации и потребления веществ и оказывают большое влияние на интенсивность фотосинтеза, скорость поглощения воды и элементов

минерального питания, на направление и скорость передвижения пластических веществ в растении.

Изучение регуляторной функции генеративных и вегетативных органов показало, что удаление всей метелки кукурузы в начале фазы выметывания снижало темпы роста верхнего междоузлия почти на 40 %, тогда как удаление только верхней ее половины не сказывалось на скорости роста стебля. На темпы роста верхних междоузлий стебля не влияло также удаление всех развитых початков. Однако пинцировка початков резко сокращала интенсивность фотосинтеза и общее накопление урожая растениями. Масса растений, лишенных наиболее мощных центров потребления и мобилизации ассимилятов, на 25—34 % меньше, чем у контрольных растений. Продуктивность фотосинтеза у этих растений снижается на 1/3. Такое же снижение продуктивности растений наблюдается и в варианте с удалением верхнего яруса листьев (3—4 листа). Это сказывается на массе початков, которая составляла при уборке всего лишь 23 % от массы початков у контрольных растений.

Удаление листьев нижнего яруса в начале VIII этапа органогенеза снижало общую массу растений при уборке на 12 %, хотя на массу початков влияния не оказывало. С практической точки зрения весьма ценно удаление метелок: урожай початков повышается на 26 %, а общий урожай зеленой массы кукурузы — на 11 %.

В регулировании скорости ростовых процессов у кукурузы важную роль играют также воздушные, или опорные, корни. Особенно интенсивно они развиваются у высокорослых, позднеспелых сортов и гибридов. Эти корни участвуют в дополнительном синтезе аминокислот в период наиболее интенсивного роста растений. Удаление воздушных корней в начале VIII этапа органогенеза, когда у кукурузы происходит наиболее интенсивный рост стебля в высоту и активно формируется площадь листьев, вызывает торможение роста верхних междоузлий и уменьшение высоты растений на 5—10 %. При этом на 15 % снижается сырая масса початков. Более поздняя обрезка корней уже не вызывает отрицательного эффекта.

Из приведенного материала можно сделать вывод о весьма четком проявлении регуляторной функции ростовых процессов в интенсивности и направленности образования, передвижения и использования продуктов фотосинтеза и метаболизма в растении.

3.4. Дыхание и его роль в продукционном процессе

Важнейшим слагаемым продукционного процесса является дыхание, поставляющее энергию и метаболиты, необходимые для поддержания нормального функционального состояния и роста растения.

В оптимальных условиях выращивания доля суммарного тем-нового дыхания от истинного фотосинтеза у кукурузы и подсолнечника не зависит от типа фотосинтетического метаболизма и составляет в вегетативной фазе 38—40 %. На долю темнового дыхания на свету, связанного с экспортом ассимилятов из донорного листа, приходится половина общей суммы, т. е. 19—20 % от истинного фотосинтеза, на долю дыхания на рост и дыхания на поддержание — около 19—20 % от истинного фотосинтеза. Доля дыхания на поддержание от дыхания на рост составляет 40 %.

Данный параметр можно использовать для оценки физиологического состояния целого растения: чем больше степень отклонения от приведенных оптимальных соотношений (38—40 %), тем менее благополучны условия выращивания растения.

Е. И. Кошкиным с соавторами проведено детальное изучение дыхательных затрат (R) и гросс-фотосинтеза (Pg) в ходе формирования урожая экотипов кукурузы с различной потенциальной продуктивностью. Установлено, что величина отношения R/Pg не зависит от потенциальной продуктивности растений и в фитотроне при разных уровнях облученности составляет 0,45—0,5. В поле растения интенсивного гибрида КВС 701 накапливали больше биомассы, формировали более мощный фотосинтетический аппарат с большей удельной поверхностной плотностью и эректоидностью листьев, особенно при загущении. В среднем за вегетацию отношение R/Pg составляло около 0,4. На долю дыхания поддержания приходится примерно половина общего дыхания. Сортовые различия величины R/Pg, а также зависимость этого показателя от густоты посева не обнаружены. Неодинаковая продуктивность растений в различающихся условиях выращивания обусловлена главным образом размерами и особенностями ассимиляционной поверхности.

Коэффициент эффективности роста (КЭР) представляет собой отношение прироста биомассы (ΔW) к сумме прироста и затрат дыхательного субстрата: $\Delta W/(AW + R)$. Значение КЭР варьирует в широких пределах — от 0,3 до 0,8. У зрелых растений оно ниже, чем у молодых. Уменьшение эффективности роста в онтогенезе коррелирует со снижением в общем выделении CO_2 доли дыхания, связанной с ростовыми процессами.

У кукурузы эффективность роста составляет 0,75 г/г. Это соответствует потреблению на дыхание, связанное с синтезом 1 г биомассы, 0,33—0,43 г глюкозы и выделению 0,48—0,63 мг CO_2.

В настоящее время количественно оценены дыхательные затраты на функционирование корней. Доля дыхания, связанная с поглощением ионов, составляет 7—25 % от общего дыхания корней кукурузы, а для ассимиляции нитратов требуется около 40%.

Доля дыхания на поддержание в общем дыхании меняется в зависимости от условий выращивания. Она возрастает при ухудше-

нии обеспеченности растений водой, увеличении температуры, загущении посева. Особенно сильно влияние температуры. При 40 °С у теплолюбивой кукурузы дыхание на поддержание составляет 48 %, у райграса — 59 % от суммарного дыхания. При низкой температуре (15 °С) затраты на поддержание выше у кукурузы и составляют 35 %, а у райграса — 29 %.

Водный стресс вызывает обычно двухфазное изменение интенсивности дыхания. Подобное явление наблюдалось при исследовании дыхательного метаболизма листьев и корней кукурузы, находящейся в условиях нормального увлажнения — остаточный водный дефицит (ОВД) составлял 5 % — и подвергаемой умеренной (ОВД 16 %) и жесткой (ОВД 25—30 %) засухе. При умеренной засухе происходило повышение интенсивности дыхания на 15—25 %, при жесткой — примерно такое же снижение, но в обоих случаях сопряженность окисления с фосфорилированием снижалась, вызывая ухудшение энергообеспеченности растения.

3.5. Минеральное питание

Кукуруза характеризуется высоким потреблением питательных веществ из почвы. Для получения 1 ц зерна с соответствующим количеством листостебельной массы необходимо в среднем 2,4—3 кг азота, 1—1,2 — фосфора и 2,5—3 кг калия.

Потребность кукурузы в элементах минерального питания в течение вегетации неодинакова и зависит от хода накопления органического вещества (рис. 31). Поступление минеральных элементов в растение из почвы начинается уже при прорастании семян. Четырехдневные проростки кукурузы усваивают из питательной среды до 50 % азота и калия, а двухнедельные — до 75 %.

В течение первого месяца молодые растения кукурузы поглощают от 3,4 до 5,6 кг/га азота. В дальнейшем потребность в нем постепенно увеличивается до цветения, а в фосфоре — до формирования семян. Кукуруза поглощает фосфора меньше и равномернее, чем азота и калия. Поступление фосфора в растения продолжается почти до созревания початков. Калий усиленно усваивается растениями с первых дней появления всходов и до фазы выметывания. За это время они потребляют его до 90 %. Вскоре после окончания цветения использование калия растениями стабилизируется, а начиная с фазы молочной спелости зерна содержание его в тканях кукурузы снижается в результате вымывания с осадками и выделения через корневую систему в почву.

Кукуруза характеризуется очень обильными выделениями корневой системы. Выделяемые ею углекислота, яблочная кислота и другие органические вещества улучшают питание и деятельность азотфиксирующих бактерий почвы, локально увлажняют

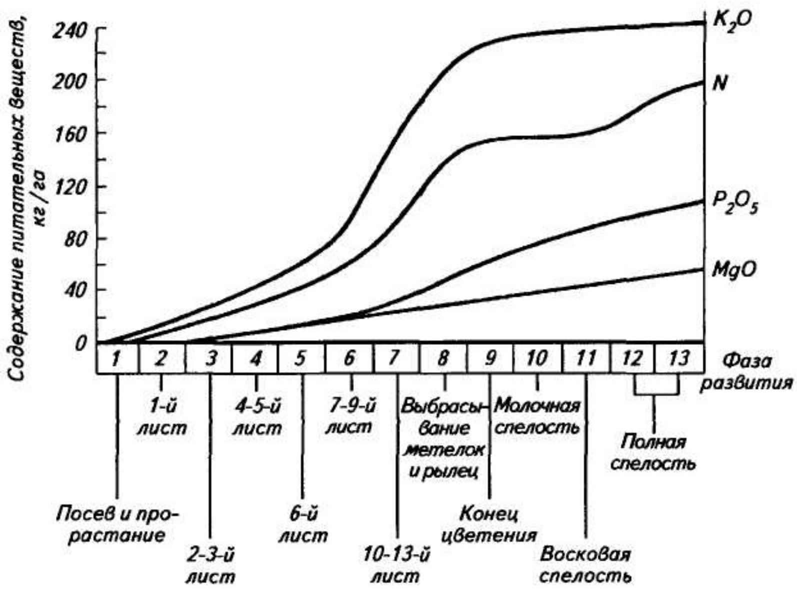


Рис. 31. Потребность кукурузы в питательных веществах по фазам развития (Шпаар с соавт., 1999)

(на 2—2,5 %) ее пахотный слой, что позволяет растениям использовать питательные вещества в условиях засухи.

Недостаток элементов питания в почве существенно сказывается на формировании зеленой массы и зерна кукурузы. При недостатке **азота** в почве формируются низкорослые растения с мелкими бледно-зелеными листьями. Оптимальное содержание азота в листьях (до цветения) от 3 до 4 % на абсолютно сухое вещество при соотношении N:P=10:l. Избыточное нитратное питание задерживает образование початков и приводит к повышенному накоплению нитратов в листьях и стеблях.

Особенно острую потребность в **фосфоре** кукуруза испытывает в начальные фазы развития. При его недостатке рост растений задерживается, листья приобретают фиолетово-пурпурную окраску, цветение запаздывает, образовавшиеся початки имеют уродливую форму с искривленными рядами зерен. Это связано с важной ролью фосфора в нуклеиново-белковом и энергетическом обмене растений. Причем недостаток фосфора в начале вегетации нельзя компенсировать внесением его в более поздние сроки.

Калий активно участвует в углеродном обмене и транспорте веществ в растении. При недостаточном обеспечении этим элементом снижается отток ассимилятов из листьев, нарушается азотное

питание растений. В результате прекращается рост растений в высоту, по краям листьев появляются ожоги. Початки формируются слабыми, с щуплым и мелким зерном. Нормальное калийное питание повышает устойчивость растений к засухе, полеганию и грибным заболеваниям.

Магниевое голодание может проявиться в фазе 4—6 листьев в виде продольных светло-желтых полос. Недостаток магния наблюдается обычно на кислых дерново-подзолистых почвах легкого гранулометрического состава.

У кукурузы недостаток **цинка** вызывает болезнь «белые ростки», получившую такое название за очень бледную окраску молодых листьев вскоре после появления всходов. Его недостаток наблюдается на карбонатных почвах. При недостатке **марганца** на этих почвах растения заболевают серой пятнистостью, которая проявляется в виде серых и желтых пятен и полос на старых листьях. На кислых почвах, особенно при избытке влаги, может произойти отравление растений марганцем.

Кроме перечисленных микроэлементов, на кислых почвах может проявиться недостаток **молибдена,** на торфяных — **меди,** на произвесткованных кислых почвах — **бора.** Поэтому при обработке семян кукурузы протравителями и пленкообразующими веществами рекомендуют включать микроэлементы.

В начале формирования зерна накопление сухого вещества в стеблях, а в фазе молочно-восковой спелости зерна и в листьях прекращается. Происходит усиленная реутилизация питательных элементов из вегетативных органов в репродуктивные. При этом на налив зерна используется до 59 % азота, 36 — фосфора и 82 % калия, поступающих из других органов растений. Остальное количество поступает в зерно из почвы.

Высокие урожаи кукуруза дает на чистых, рыхлых, воздухопроницаемых почвах с глубоким гумусовым слоем, обеспеченных питательными веществами и влагой, с рН 5,5—7. Это черноземные, темно-каштановые, темно-серые суглинистые и супесчаные, а также пойменные почвы. Высокие урожаи кукурузы на силос при правильной агротехнике можно получать и на дерново-подзолистых, осушенных торфяно-болотных почвах Нечерноземной зоны. Почвы, склонные к заболачиванию, сильнозасоленные, а также с повышенной кислотностью (рН ниже 5) для возделывания кукурузы непригодны.

3.6. Ценотическое взаимодействие растений

Дальнейший рост урожайности кукурузы можно ожидать главным образом за счет наращивания фотосинтетического потенциала посева. Расчеты показывают, что для повышения КПД приходящей энергии ФАР до 4—5 % необходимо увеличить фотосинте-

тический потенциал до 3,3—4 млн (м^2·дней)/га. Достичь этого можно при загущении посева до 80—100 тыс. растений на 1 га, но такие посевы должны иметь оптимальную структуру, обеспечивающую хорошую их вентилируемость и освещенность.

Улучшение структуры посева возможно за счет использования гибридов, слабо реагирующих на загущение, а также безлигульных форм и форм с укороченными междоузлиями. Наибольшим поглощением ФАР отличается ступенчатая структура посева с сочетанием рядов низкорослой и высокорослой форм, сужением междурядий до 50 см.

Идеальна такая структура растений в посеве, при которой нижние листья имеют горизонтальное расположение, а в верхних ярусах угол наклона листовых пластинок по отношению к горизонтали последовательно увеличивается.

Такая структура позволяет создать более загущенные посевы с увеличенной площадью листьев. Гибриды кукурузы с вертикальным расположением листьев превышают по урожаю гибриды с горизонтальными листьями при густоте стояния растений 128 тыс/га на 27 %, но уступают на 15 % при густоте 32 тыс/га. В связи с этим одним из важных направлений селекции является создание сортов и гибридов кукурузы с вертикальным расположением листьев, пригодных для возделывания на высоком агрофоне в условиях загущения.

При этом агроценоз, формируясь в результате ассимиляционной деятельности растений, их роста и развития, одновременно сам оказывает влияние на условия и параметры слагающих его растений.

Так, в результате ценотических взаимодействий растений (ЦВР) кукурузы в зависимости от индекса листовой поверхности (ИЛП) температура воздуха на уровне деятельной поверхности (2/3 высоты растительного покрова) может отличаться на несколько градусов от температуры, измеренной на метеорологической площадке. При ИЛП $\leq$ 1 температура в посеве выше, чем вне его. Это объясняется уменьшением турбулентного перемешивания воздуха с более высокими слоями атмосферы при значительном пропускании суммарной радиации к почве под растительным покровом. Увеличение плотности посевов приводит к снижению температуры на 2 °С по сравнению с метеоплощадкой. Влияние ценотического взаимодействия на температуру сильнее проявляется на уровне 0,2 м над поверхностью почвы, где среднесуточная разность температур воздуха между изреженным и густым посевами достигает 3,7 °С.

В онтогенезе большинства культур удельная поверхностная площадь листьев при оптимальных условиях выращивания увеличивается.

В таблице 18 представлен онтогенетический ход УПП листьев гибридов кукурузы Б 3 (раннеспелый) и К 210 (позднеспелый) при значительном изменяющемся ИЛП. В течение 90 дней после

всходов (до фазы молочной спелости) отмечается существенное увеличение УПП листьев. У гибрида К 210 при индексе листовой поверхности 2 $м^2/м^2$ УПП в онтогенезе возрастает в 4,1 раза. Величина УПП листьев связана с уровнем пула ассимилятов в системе целого растения. Первые 20 дней после всходов основным органом, потребляющим ассимиляты, является корневая система. При этом соотношение фотосинтез — рост минимальное вследствие небольшой площади ассимиляционной поверхности и преобладания на растениях меристематических тканей. После появления 7-го листа (20—25-й день после начала вегетации) важнейшим потребителем ассимилятов становится листовой аппарат.

18. Зависимость средней УПП листьев (г/$м^2$) гибридов кукурузы от фаз развития, продолжительности периода вегетации (сут) и индекса листовой поверхности (ИЛП) (Гуляев с сотр.)

ИЛП	4-й лист (10)	8-й лист (30)	12-й лист (50)	Цветение початка (70)	Молочная спелость (90)	Созревание (110)
БЗ						
1	—	40	53	65	73	79
2	—	39	50	59	62	64
4—5	—	34	42	49	50	45
5—6	—	34	42	46	46	40
9—10	—	32	39	42	44	34
$НСР_{0,05}$ = 8,4г/$м^2$						
К210						
2	17	32	48	62	70	75
6	—	29	40	52	63	68
19—20	15	23	29	32	—	—
$НСР_{0,05}$ = 3,3г/$м^2$						

Примечание. В скобках указана продолжительность периода вегетации.

Площадь ассимиляционной поверхности и, следовательно, фотосинтез растения возрастают, приводя к повышению соотношения донор — акцептор. В результате этого УПП листьев начинает увеличиваться. После появления 11—12-го листа рост их площади замедляется. Снижение чистой продуктивности посева и появление новых потребителей ассимилятов в виде зачаточных репродуктивных органов вызывают замедление дальнейшего увеличения УПП листьев. Однако у генотипов с высоким соотношением донор — акцептор, обусловливающим большой фонд ассимилятов (например, у растений гибридов Б 3 при ИЛП $\leq$ 2 и К 210 при ИЛП$\leq$6), повышение УПП листьев продолжается в репродуктивный период.

В условиях повышенной плотности посевов (ИЛП $\geq$ 7) и более напряженных донорно-акцепторных взаимоотношений по сравнению с редким посевом к концу вегетационного периода у гиб-

рида Б 3 УПП снижается. Время начала снижения, а также его скорость зависят от интенсивности ЦВР. В посевах с ИЛП, равными 4—5 и 9—10, уменьшение УПП начинается соответственно после фаз молочной спелости и цветения початка.

Величина УПП листьев гибрида Б 3 к концу вегетации снижается в большей степени, чем гибрида К 210. Это свидетельствует о большей напряженности донорно-акцепторных взаимоотношений у первого из них. В результате оптимальный ИЛП ценозов, формирующий максимальный урожай зерна и фитомассы, у гибрида Б 3 оказывается меньше, урожайность ниже, а интенсивность радиации приспособления (среднедневное значение поглощенной посевом ФАР, при котором отмечается максимальный КПД его фотосинтеза) — больше, чем у гибрида К 210.

Установлен общий характер зависимости зерновой продуктивности гибридов К 210 и Б 3 от ИЛП. При ИЛП < 2,5 большие урожаи зерна (5,8 т/га) обеспечивает Б 3 (рис. 32). Преимущества гибрида К 210 проявляются при существенном повышении плотности ценозов. Максимальная урожайность (8,5 т/га) этого гибрида формируется в посевах с ИЛП, равным 5—6. На увеличение загущения гибрид К 210 отвечает меньшим, чем Б 3, снижением концентрации хлорофилла в листьях.

Таким образом, при создании новых гибридов кукурузы значения УПП листьев следует обязательно принимать во внимание как важный селекционный признак. Согласно полученным данным, наибольшей зерновой продуктивностью отличаются гибриды, имеющие УПП листьев в фазе выметывания метелки 50—60 г/м^2 при листовом индексе посева 3—4.

Загущение посевов и связанное с ним снижение температуры среды произрастания растений, быстрое использование ресурсов азота в корнеобитаемом слое почвы приводят к замедлению темпов роста. Продолжительность периода выметывание метелки — молочная спелость возрастает в 1,5 раза.

Развитие теории устойчивости к загущению — одна из актуальных задач исследования физиологии кукурузы. Установленными показателями устойчивости к загущению являются высокая фертильность при повышенной густоте стояния растений, вертикально ориентированные листья, высокие фотосинтетическая активность и $К_{хоз}$, короткий интервал между фазами цветения метелки и початка на растении, повышенное соотношение хлорофиллов b и а.

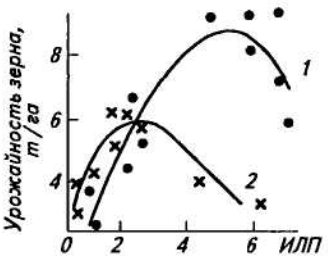


Рис. 32. Зависимость урожайности гибридов кукурузы К 210 (7) и БЗ (2) от индекса листовой поверхности (ИЛП) посевов

Селекционеры до сих пор расходятся в том, какими признаками

должен обладать идеальный тип гибрида, особенно в экстремальных условиях. В разработанной Г.Л.Филипповым модели кукуруза будущего будет не мощным растением, а более компактной, менее облиственной, более низкорослой, хорошо переносящей загущение. Предстоит снизить площадь листьев одного растения по меньшей мере на 10—12 %, а по сравнению с некоторыми гибридами — до 20 %. Продуктивность растений снизится не более чем на 10—15 %. Но поскольку густота стояния растения повысится на 33—40 %, то урожайность с 1 га увеличится на 20-25 %.

Уменьшение высоты растений позволит более рационально распределять фотоассимиляты, снизит опасность полегания растений, обеспечит более полное использование энергии солнечной радиации. Значительное преимущество можно получить за счет придания листьям улучшенной формы и оптимального распределения в пространстве. Преимущество имеют прямостоячие укороченные широкие листья. Они обеспечивают лучшее проникновение света внутрь ценоза, меньшее взаимное затенение листьев, снижение их перегрева.

Повышение урожайности гибридов тесно коррелирует с содержанием хлорофилла Ь, который позволяет с большей эффективностью использовать солнечную радиацию в области 450—480 нм при затенении, а также в утренние и вечерние часы.

Положительным признаком является и способность растений сбрасывать нижние листья при засухе, поскольку это уменьшает испаряющую поверхность растений и дыхание непроизводительно фотосинтезирующих нижних листьев.

На величину хозяйственного урожая большое влияние оказывает мощность акцепторов фотоассимилятов. Урожай зерна может ограничиваться размером початка. Поэтому селекция должна вестись на более крупный початок или несколько початков. Ряд исследователей отдают предпочтение двухпочатковым гибридам кукурузы. В условиях засухи и при загущении они формируют меньше бесплодных растений, чем однопочатковые.

Значение $К_{хоз}$ у современных гибридов кукурузы доходит до 0,5. Полагают, что предельное значение $К_{хоз}$, которое можно достичь в селекции, составляет около 0,6. Следовательно, этот резерв дальнейшего повышения зерновой продуктивности кукурузы нельзя считать полностью исчерпанным. Однако необходимо учитывать, что повышение $К_{хоз}$ приводит к усилению напряженности донорно-акцепторных отношений и уменьшению устойчивости зерновой продуктивности к действию неблагоприятных факторов.

Разработка эколого-физиологических моделей гибридов кукурузы для различных зон позволяет более целенаправленно создавать гибриды с высокой и устойчивой продуктивностью.

3.7. Формирование урожая и его качество

Формирование урожая кукурузы делят на три этапа:

1)формирование зерна — от оплодотворения до молочной спелости. Этот этап длится 20—25 дней, на протяжении которых накапливается 30—35 % всей сухой массы зерна;

2)налив зерна — от начала молочной до начала восковой спелости. На протяжении этого этапа, который длится 25—30 дней, практически завершается накопление сухой массы зерна;

3)созревание зерна — от начала восковой до полной спелости, когда происходят снижение оводнености и завершение формирования зерна.

Представляют интерес данные о динамике развития зародыша и эндосперма зерна. Зародыш, составляющий на первом этапе лишь 2 % своей максимальной массы, стремительно увеличивается и на втором этапе уже почти полностью сформирован. Сухая масса зародыша в этот период возрастает в 45 раз, а эндосперм — в 3 раза. На этапе созревания создается лишь 7 % сухой массы зародыша и 25 % эндосперма. Таким образом, формирование зародыша значительно опережает формирование эндосперма, чем, по-видимому, и объясняется возможность использования недозрелых зерен в качестве семенного материала.

Большую часть сухой массы зерна кукурузы составляют углеводы, в том числе крахмал, накопление которого происходит до полного созревания зерна, достигая 80 %. Крахмал представлен двумя полисахаридами — амилозой и амилопектином. Соотношение между ними в зерновке изменяется в зависимости от генетической природы и условий выращивания. Считается, что крахмал кукурузы содержит в среднем 21—23 % амилозы и 77—79 % амилопектина. У восковидной кукурузы амилоза отсутствует. Однако выведены гибриды кукурузы, крахмал которых содержит 82 % амилозы. Соотношение амилозы и амилопектина во время созревания зерна изменяется.

В процессе формирования зерна значительно изменяется и содержание азотистых веществ. Азот поступает в зерно до конца его созревания, но с разной интенсивностью. На этапе формирования зерна азота поступает примерно 25 % от его общего содержания в зерне, на следующем этапе (налив) — около 56 % и остальное количество при созревании. Содержание азота в зародыше к концу налива очень сильно увеличивается и составляет около 1/5 от всего количества азота в зерне. К концу созревания содержание небелкового азота резко снижается, а количество азота белковой фракции неуклонно возрастает.

Формирование белкового комплекса зерна происходит в основном за счет мобилизации азота вегетативных органов, особенно в благоприятных условиях выращивания. В связи с этим большое значение приобретает изучение роли протеолитических

ферментов, определяющих способность листового аппарата отдавать ранее накопленные азотистые вещества.

Опытами с кукурузой (КВС 701, Пионер 3978, Днепровский 758) установлено, что переход растений к формированию семян влечет усиление процессов старения листьев, сопровождающихся уменьшением содержания хлорофилла, растворимых форм белка, общего азота и возрастанием деятельности протеолитических ферментов с оптимумом в кислой (рН 5,6) и нейтральной (рН 7,3) средах. На протеолитическую активность в листьях значительно влияют условия минерального питания. Наибольшая активность протеаз наблюдается у растений при низком уровне питания, а более интенсивный отток азота (по абсолютным значениям) происходит из листьев кукурузы при среднем уровне минерального питания. Независимо от условий минерального питания у всех растений максимальным оттоком азотистых веществ характеризуется лист, в пазухе которого формируется продуктивный початок. Изоляция початка (стерильный початок), хотя и не снижает в листьях активность гидролитических ферментов, все же замедляет отток азота.

Образование белкового комплекса семян происходит за счет не только азотистых веществ, оттекающих из вегетативных органов (вторичный азот), но и азота, поглощаемого корневой системой в репродуктивный период (первичный азот). Вместе с тем доля последнего может заметно варьировать в зависимости от сорта (гибрида), азотного питания и погодных условий.

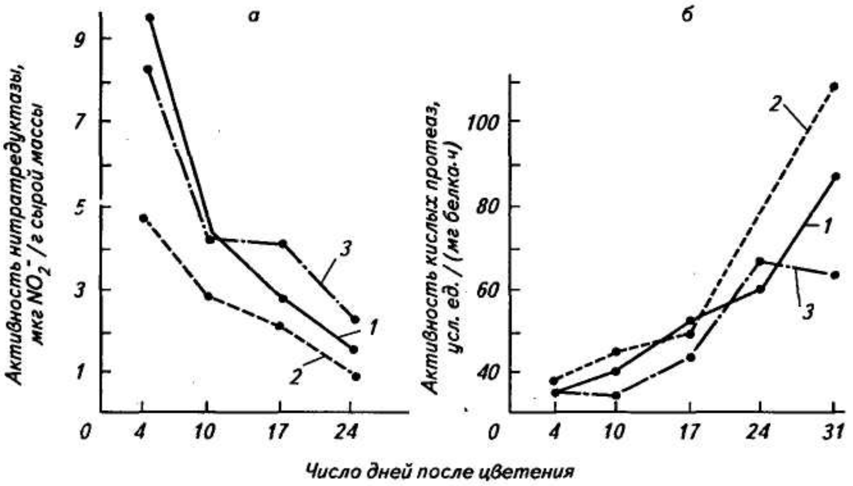


Рис. 33. Нитратредуктазная активность (а), активность кислых протеаз (б) в листьях кукурузы (гибрид КВС 701) в репродуктивный период (Кондратьев, Танцова, 1987): *1* — припочатковый лист; *2* — лист ниже початка; *3* — лист над початком

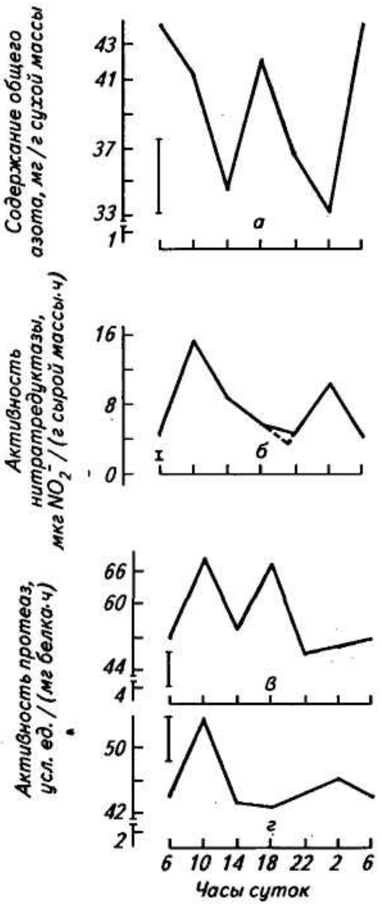


Рис. 34. Суточная динамика содержания общего азота *(а)*, активности нитратредуктазы *(б)*, кислых (в) и нейтральных (г) протеаз в припочатковом листе кукурузы (Кондратьев, Танцова, 1987)

Уровень активности ключевого фермента азотного метаболизма — нитратредуктазы в листьях — генетически обусловленный признак. В период от цветения до начала восковой спелости зерна удельная нитратредуктазная активность в листовых пластинках пшеницы в несколько раз выше, чем у кукурузы. Однако последней свойственна более высокая интенсивность накопления азота до начала его видимой реутилизации. Общей же для этих растений закономерностью являются снижение нитратредуктазной и повышение протеазной активности в листьях по мере их старения, причем первый показатель коррелировал с общим содержанием азота в листе, а второй—с полнотой его реутилизации (рис. 33).

У кукурузы наибольшей нитратредуктазной и наименьшей протеазной активностью отличается лист над початком; обратная картина характерна для листа, расположенного ниже початка. Для сравнения, у пшеницы высокой активностью обоих ферментов обладал флаговый лист, играющий важную роль в формировании зерна. Обнаружена также суточная ритмика в изменении содержания общего азота, активности нитратредуктазы и протеаз. В листьях как кукурузы, так и пшеницы максимум содержания общего азота приходится на дневной период, а нитратредуктазной активности — на дневной и ночной периоды; максимум активности гидролитических ферментов совпадает со светлыми часами суток (рис. 34).

До молочной спелости накопление азота в зерне существенно отстает от его мобилизации из вегетативных органов. Затем происходит снижение уровня мобилизуемого азота в надземных органах главным образом за счет его оттока в зерно, причем на высоком фоне минерального питания накопление и мобилизация азота осуществляются более равномерно.

Засуха и затопление подавляют поступление азота из среды, что влечет за собой резкое усиление мобилизации азотистых веществ из вегетативных органов, в основном из листьев, но у кукурузы в случае засухи возрастает и роль стебля. Определенный вклад в обеспечение зерна азотом вносят обертка и стержень початка, а также корни.

На процесс перераспределения азота заметное действие оказывает и фотопериод. Сокращение длины дня при низком уровне минерального питания приводит к замедлению темпов мобилизации азота из вегетативных органов обеих культур. На высоком агрофоне мобилизация азота возрастает за счет интенсивного его оттока из корней.

Таким образом, процессы реутилизации азотистых веществ из вегетативных органов растений и использование поступающего в репродуктивной фазе нитратного азота находятся в тесной связи с активностью соответственно протеаз и нитратредуктазы. В свою очередь, деятельность этих ферментов и последующая мобилизация азота для образования белкового комплекса зерна регулируются процессами старения листьев и всего растения, положением листа по отношению к генеративным органам, аттрагирующей способностью зерновок и складывающимися в этот период погодными условиями.

Содержание белка в зерне кукурузы составляет 6—10%. Регулируя влажность и питание растений, можно повысить накопление белков на 1—2 %. Однако аминокислотный состав от действия этих факторов не улучшается, а часто даже ухудшается. Изменение аминокислотного состава белков возможно только генетическими методами.

Важными качественными компонентами зерна являются также липиды и витамины, которые синтезируются непосредственно в формирующихся семенах и поступают из листьев. Липиды накапливаются преимущественно в зародыше и алейроновом слое. Общее содержание структурных липидов в зрелом зерне составляет 0,5—0,9 %, запасных 4—6 %. Липиды кукурузы содержат довольно много ненасыщенных жирных кислот, в том числе линолевой, относящейся к незаменимой. В кукурузном масле линолевая кислота составляет 61 %, в подсолнечном и соевом 46—49 %. Это обеспечивает высокую диетическую ценность кукурузного масла.

3.8. Адаптация к неблагоприятным условиям

3.8.1. Влияние пониженной температуры

Кукуруза — теплолюбивая культура. Семена ее начинают прорастать при температуре почвы 10—12 °С. От посева до появления всходов проходит 18—20 дней. При температуре 20—25 °С всходы

появляются через 5 дней после посева, т. е. в 3 раза быстрее. Отрицательное влияние пониженной температуры почвы усугубляется еще и тем, что зерновые могут поражаться плесневыми грибами. При этом значительная часть семян гибнет, полевая всхожесть снижается и посевы изреживаются. Чтобы уменьшить ущерб, наносимый вредной почвенной микрофлорой, проводят предпосевное протравливание семян.

Сорта кукурузы, различающиеся по степени холодостойкости, неодинаково реагируют на пониженную температуру уже в период набухания и прорастания семян. В семенах нехолодостойких сортов при пониженной температуре существенно замедлены процессы преобразования запасных веществ в формы, усвояемые зародышем, что затрудняет его переход в активное состояние. Указанные различия в реакции семян на пониженную температуру можно использовать для ранней диагностики сортов и гибридов на холодостойкость.

Прирост вегетативной массы кукурузы начинается при температуре выше 10—12 °С, осенью процессы накопления сухой массы заканчиваются при температуре ниже 12 °С.

Заморозки весной для кукурузы не губительны, если не повреждается точка роста. Осенние же заморозки ниже — 4 °С вызывают отмирание растений и снижение питательной ценности корма.

В отличие от других злаковых у кукурузы как теплолюбивой культуры наиболее четко проявляется последействие пониженных и отрицательных температур. Оно обнаруживается в двух основных формах: во временной задержке перелома кривой скорости роста при повышении температуры в утренние часы и в нарушении температурного коэффициента (Q_{10}). При этом наблюдается смещение фаз восходящего участка кривых роста и температуры по отношению друг к другу.

Продолжительность и степень последействия низкой положительной и отрицательной температуры определяются не только ее уровнем, но и продолжительностью действия, суточным и утренним температурными градиентами, температурой в момент изменения скорости роста, продолжительностью и интенсивностью солнечного сияния, а также исходной скоростью роста растений, зависящей от этапа органогенеза и условий произрастания. Так, при постоянных суточных (13,5 °С) и утренних (2,5—2,7 °С) температурах и одинаковой продолжительности солнечного сияния (5,4—5,5 ч) сильное угнетение роста кукурузы последействием ночной температуры 2,4 °С продолжалось 4 ч, а при ночной температуре 10 °С оно сократилась до 1 ч. Еще более четко выражена зависимость величины последействия низких температур от скорости их изменения, особенно в утренние часы.

Холодостойкость кукурузы — явление динамичное, изменяющееся в процессе индивидуального развития. На первых этапах жизни растений их холодостойкость выше. В этот период адапта-

ция к неблагоприятной температуре выражается в более длительном использовании пластических веществ зерна, медленном приросте надземной массы и довольно интенсивном росте корней. На более поздних этапах жизни, когда по мере потепления усиливается рост растений и полностью используются накапливающиеся пластические вещества, холодостойкость резко снижается. Незначительное повышение холодостойкости происходит в период формирования и созревания початков.

Важным критерием оценки пригодности района выращивания кукурузы является сумма эффективных температур за май — сентябрь: чем более ранний гибрид, тем ниже требуемая сумма тепла. Высокую потребность кукурузы в тепле следует учитывать при выборе сроков посева и уборки.

3.8.2. Отношение к высокой температуре, жаростойкость и засухоустойчивость

При высокой температуре в растениях нарушается согласованность процессов обмена веществ, накапливаются растворимые азотистые соединения и другие ядовитые промежуточные продукты обмена. К повышенной температуре очень чувствителен фотосинтез, замедление которого обычно начинается уже при 35—40 °С. При повышенных температурах уменьшается активность фитогормонов, в частности гиббереллинов, что является одной из причин торможения ростовых процессов (Якушкина).

Гибель растений при высокой температуре происходит из-за глубокого нарушения обмена веществ и их последующего отравления. Растения кукурузы требовательны к высокой влажности воздуха, при которой происходят достаточно быстрый отток продуктов распада из листьев и их метаболизация в корнях. Это ослабляет вредное действие высокой температуры.

Отличительные признаки кукурузы как С4-растения относительно потребности в температуре и влаге были рассмотрены ранее. Отметим лишь, что кукуруза относится к сравнительно засухоустойчивым культурам. Поэтому колебания ее урожайности по годам больше зависят от суммы температур, чем от влагообеспеченности.

3.8.3. Солеустойчивость

Солеустойчивость кукурузы по сравнению с другими культурами довольно низкая. Пределом выносливости является 0,4 % от суммы всех солей в почве, а хлоридов даже меньше — 0,1 %. Поэтому корни кукурузы очень слабо поглощают засоленные грунтовые воды.

Наиболее низкая солеустойчивость наблюдается у всходов, с возрастом она повышается. Поэтому необходимо создавать все условия для повышения всхожести семян при посеве на слабозасоленных почвах. Установлено, что при посеве семенами, размноженными в течение четырех лет на засоленных почвах, всхожесть кукурузы повышается. В первый день прорастания такие семена дали 51 % всходов, а обычные только 11%. Поэтому для посева на засоленных почвах целесообразно брать семена кукурузы, выращенной на этих почвах.

3.8.4. Вредители и болезни

Кукуруза меньше, чем другие полевые культуры, поражается болезнями и повреждается вредителями. Тем не менее известно более 20 вредителей и 30 возбудителей болезней кукурузы. В последние годы широко распространились вирусные болезни, которые могут вызвать серьезные потери урожая. Большой ущерб посевам наносят птицы.

Наибольший экологический вред биотические факторы причиняют прорастающим семенам и всходам. При использовании семенного материала плохого качества, посеве кукурузы в холодную почву и низкой температуре при прорастании семян бактериальные и грибные заболевания, шведская муха, проволочники, птицы вызывают изреживание всходов и задержку развития. Наиболее эффективная мера борьбы с этими явлениями — инкрустация семян системными пестицидами и отпугивающими средствами.

Корневые и стеблевые гнили, в основном из рода фузариум, уже на первых стадиях развития растений поражают корни и нижнюю часть стеблей. При этом прекращается транспорт воды, листья и стебли желтеют, початки свисают, растения полегают. Раннеспелые гибриды, как правило, поражаются сильнее, а гибриды ремонтантного типа — слабее. Возбудители образуют опасные микотоксины — цеаралиноны и трихотецены, которые при потреблении инфицированных зерен вызывают у человека и животных тяжелые заболевания.

К заболеваниям более позднего периода вегетации кукурузы относятся пузырчатая и пыльная головня. Заражение пузырчатой головней сопровождается значительными изменениями ауксинового обмена. В инфицированных листьях и особенно в тканях опухолей накапливается значительное количество индолилуксусной кислоты, существенно изменяется активность ферментов, в частности ауксиноксидазы. Заражение пыльной головней проявляется к периоду цветения и созревания. Весь початок превращается в черную сухую массу спор, развитию головни способствует высокая (28—30 °С) температура воздуха.

Кукуруза поражается рядом вирусов, из которых в последние годы особенно вредоносны вирусы мозаики сахарного тростника и карликовой мозаики кукурузы. Оба вируса переносятся тлями и механически. При раннем заражении высота растений кукурузы снижается на 25 %, масса растений и початков — на 38 %. Первичная инфекция кукурузы исходит от инфицированных зерен или от перезимовавших сорных злаковых растений.

Таким образом, проблема патологических явлений очень серьезна для кукурузы. Борьба с ними включает инкрустацию семян, посев в оптимальные сроки, соблюдение агротехнических рекомендаций, особенно создание условий для быстрого ювенильного развития растений, а главное, целенаправленную селекционную работу.

3.9. Генетико-селекционное улучшение

3.9.1. Физиолого-генетические основы функционирования гетерозисных гибридов

Эффективным приемом увеличения производства кукурузы является использование гетерозиса — повышения жизнестойкости, продуктивности и других признаков у гибридов первого поколения по сравнению с лучшими родительскими формами. Возделывание продуктивных гетерозисных гибридов кукурузы обеспечивает повышение урожайности более чем на 30 %. Гетерозис — сложное явление, влияющее на многие стороны обмена веществ в организме.

Из гибридных семян, у которых масса зародыша и эндосперма не превышает массу зародыша и эндосперма родительских инбредных линий, развиваются мощные растения, урожайность которых в 2 раза выше, чем у каждого из родителей. Гетерозисные гибриды кукурузы характеризуются более высокой активностью ряда ключевых ферментов, мобилизующих запасные вещества семени, а также ферментов энергетического и минерального обмена. Установлена прямая коррелятивная связь между активностью водорастворимых витаминов (тиамина, пиридоксина, пантотеновой и никотиновой кислот) и проявлением гетерозиса у кукурузы. Для гибридных растений характерны более высокая интенсивность фотосинтеза, повышенная чистая продуктивность и величина ассимиляционного аппарата, более активное дыхание изолированных из гибридов митохондрий, а также более интенсивный обмен веществ. Все эти показатели сочетаются с хорошо развитой корневой системой и интенсивным поглощением воды и питательных веществ из почвы. Именно активная физиологическая деятельность обеспечивает основу высокой продуктивности гетерозисных гибридов.

Г. В. Филатовым предложена удачная схема взаимодействия различных систем, обеспечивающих гетерозисный эффект (рис. 35).

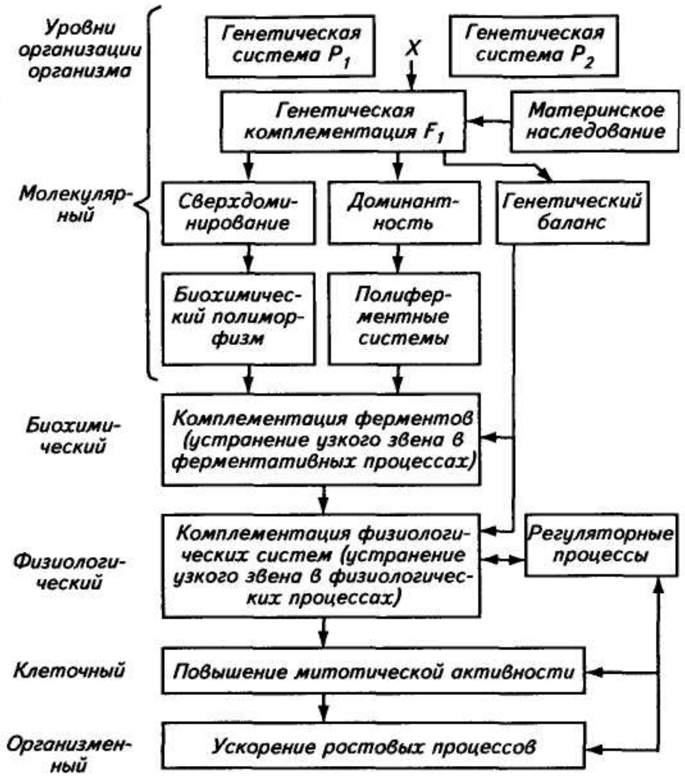


Рис. 35. Схема формирования гетерозиса на разных уровнях организации организма (Филатов, 1988)

Из приведенной схемы видно, что в результате объединения генетических систем родительских форм в гетерозисном гибриде функционируют разнокачественные ферменты, кодируемые аллелями одного гена (биохимический полиморфизм), происходит взаимодополнение полиферментных систем, катализирующих последовательные цепи реакций. Это повышает активность узкого звена в ферментативных реакциях и приводит к ускорению физиологических процессов. Генетический баланс гибридов усиливает сопряженные признаки, а при конкуренции ослабляет их и таким образом обеспечивает усиление слабого звена и комплементацию физиологических процессов. На физиологическом уровне в действие вступают регуляторные факторы, которые также направлены на обеспечение активного функционирования гетерозисного организма. Особая роль в проявлении гетерозиса принадлежит

цитоплазматической наследственности, влияние которой на гибрид осуществляется через материнский организм.

Гетерозисные гибриды, имея повышенную активность физиологических процессов, достигают высокой урожайности. Обогащение вследствие биохимического полиморфизма изоферментного состава гетерозисных гибридов обеспечивает их приспособленность к более широкому диапазону внешних условий.

3.9.2. Состояние и перспективы традиционной селекции

Для максимальной реализации возможностей кукурузы наряду с совершенствованием приемов ее возделывания необходима эффективная селекционная работа по сокращению длины вегетационного периода и снижению требований этой культуры к теплу, повышению содержания протеина и улучшению аминокислотного состава белков в зерне и вегетативной массе.

При этом повышение экологической устойчивости — важнейшее условие реализации возрастающей потенциальной продуктивности растений. Это связано с тенденцией увеличения разрыва между рекордной и средней урожайностью сортов и гибридов (обычное соотношение 4:1), высокой зависимостью величины и качества урожая от погодных условий (вариабельность урожайности по годам на 60—80 % обусловлена погодой), возрастающими затратами на каждую дополнительную единицу урожая.

Селекционно-семеноводческие фирмы ряда государств в настоящее время поставляют на мировой рынок большой ассортимент ценных гибридов кукурузы, созданных на основе гетерозисного эффекта. Гибриды в отличие от сортов более урожайны, выравнены, устойчивы к неблагоприятным воздействиям.

В начале 90-х гг. XX в. почти все 18,5 млн га кукурузы в России, в том числе 4,5 млн га ее посевов на зерно, засевали отечественными гетерозисными гибридами. У кукурузы межлинейные гибриды превышают по продуктивности на 30—40 % свободноопыляющиеся сорта. В продаже имеются простые, двойные и трехлинейные гибриды. Причем удельный вес простых гибридов кукурузы в производстве постепенно возрастает.

Использование гетерозисного эффекта и селекция на раннеспелость в последние 40 лет постепенно повышают урожайность и качественные признаки гибридов. Так, в Германии в результате селекционного прогресса ежегодный прирост урожайности зерна кукурузы составил 2,3 ц/га. При этом вклад селекции в прирост урожайности постоянно увеличивается (рис. 36).

Детальный анализ основных тенденций в селекции кукурузы в США после зеленой революции показал, что одним из важных направлений селекционной работы было повышение устойчивости к вредителям и болезням. Это связано с массовым распространением в

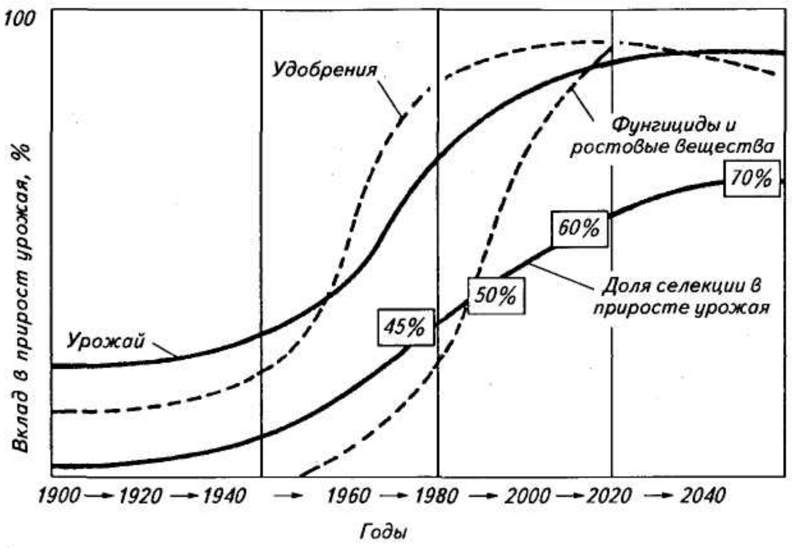


Рис. 36. Влияние различных факторов на прирост урожая кукурузы

60—70-х гг. XX в. европейского кукурузного точильщика и кукурузной карликовой мозаичности. В 90-х гг. XX в. на юге кукурузного пояса были проведены замены некоторых гибридов в связи с опасностью серой листовой пятнистости при минимальной обработке почвы.

Одновременно значительно увеличились плотность посева и эффективность применения повышенных доз азотных удобрений.

Новые гибриды характеризуются более высокой урожайностью как в оптимальных, так и в неблагоприятных условиях, но при этом в зерне уменьшилось содержание белка и увеличилось содержание крахмала (рис. 37).

Кущение и высота растений заметно снизились в ранний период селекции кукурузы (1930—1966 гг.), но мало изменились в дальнейшем.

Урожай зерна гибридов с годами увеличивается линейно, исключая вариант с очень низкой плотностью посева (рис. 38). Поэтому такие характеристики, как угол отхождения листа, устойчивость к полеганию, могут иметь преимущества только в современных загущенных посевах при внесении высоких доз азота.

Целенаправленная селекция по одному из хозяйственных признаков дает положительные результаты (рис. 39). Так, 70 циклов разнонаправленного отбора на высокое и низкое содержание масла в зерне кукурузы обеспечили повышение содержания масла более чем в 3 раза или снижение почти до нулевых значений.

Однако при одностороннем отборе генотипов на «физиологический предел» проявление того или иного хозяйственно-ценного

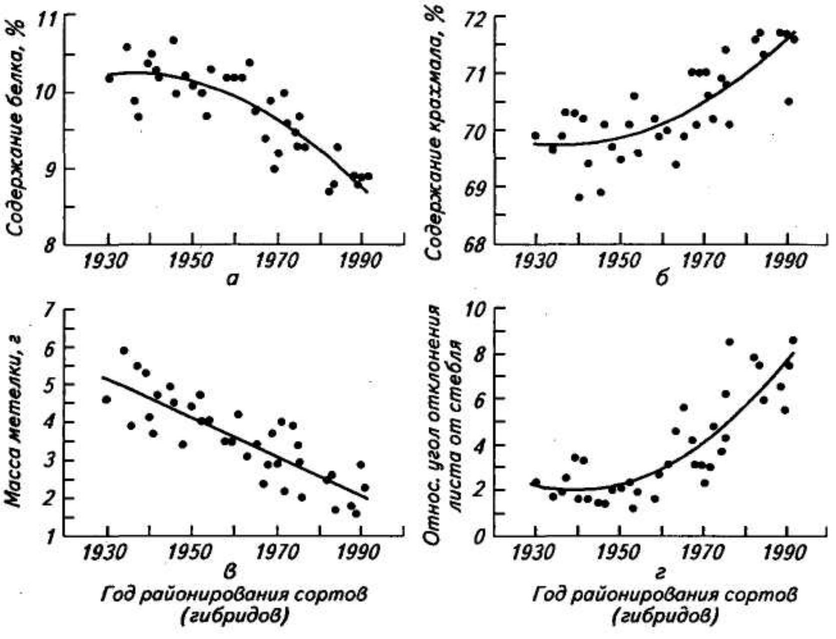


Рис. 37. Изменения содержания белка (а), крахмала *(б)* в зерне, массы султанов (в) и эректоидности листьев (г) во временной серии гибридов кукурузы. (Данные полевых опытов, проведенных в Айове с 1991 по 1994 г.; Duvick, Cassman, 1999)

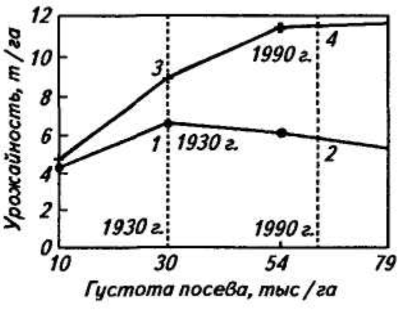


Рис. 38. Зависимость урожайности гибридов кукурузы 30—90-х годов XX в. от густоты посева (Evans, Fischer, 1999)

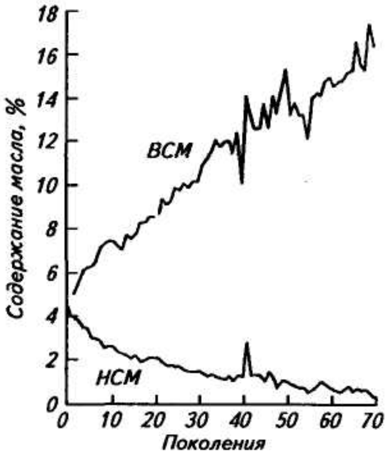


Рис. 39. Влияние 70 циклов отбора на высокое (ВСМ) и низкое (НСМ) содержание масла в зерне кукурузы

признака неизбежно нарушает интегрированность и сбалансированность системы целостного растения, а свойство адаптивности утрачивается им частично или полностью.

Длительный отбор на низкое и высокое содержание белка и жира в зерне оказался успешным, но привел к коррелятивным изменениям других хозяйственно-ценных признаков — уменьшению размеров початков, зерен и зародышей, увеличению сроков созревания, снижению высоты растений и др. При этом устойчивость отобранных линий к стрессам по сравнению с местными гибридами снизилась почти на 50 %. Поэтому в настоящее время ведут поиски более надежных источников признака и способов его закрепления в потомстве.

Холодостойкость имеет особое значение для нормальной вегетации растений весной и в начале лета, что обеспечивает более полное использование агроклиматических ресурсов. Селекционерам пока не удалось существенно снизить требования кукурузы к теплу, но современные гибриды при наступлении благоприятных температур могут быстро компенсировать приостановку или замедление роста в периоды недостатка тепла. В зависимости от климатических условий и направлений хозяйственного использования требуются разные по скороспелости гибриды кукурузы.

Между продолжительностью вегетационного периода и урожаем сухой массы (СМ) существует тесная корреляция. Для сравнения гибридов служат числа ФАО. Весь мировой ассортимент кукурузы распределен по ФАО-числам от 100 до 900. Разница между сортами в 0,1 % СМ в початках при среднеевропейских условиях соответствует 1 ед. по числу ФАО. Разница в 10 ед. по числу ФАО соответствует одному-двум дням разницы в созревании или отличию на 1—2 % в содержании СМ в початках при том же сроке уборки. В нашей стране для возделывания кукурузы на зерно и силос наиболее пригодны раннеспелые, среднеранние и среднеспелые гибриды (группы спелости по ФАО соответственно 100, 101— 200, 201-300).

3.9.3. Биотехнология кукурузы

Заметный вклад в селекцию растений начинают вносить биотехнологические методы, т. е. манипуляции с живыми объектами in vitro. Все биотехнологические методы можно разделить на две большие группы: культуру растительных клеток и тканей, включая культуру протопластов и их гибридизацию, и генетическую (генную) инженерию, т. е. манипуляции на уровне генов.

Зерновые злаки, в том числе кукуруза, в отличие от табака, томата, картофеля, люцерны имеют крайне низкую способность к регенерации. Это сдерживает применение культуры клеток и тканей в селекции кукурузы. Хотя именно кукуруза и рис были пер-

выми злаками, для которых удалось преодолеть нулевую тотипотентность и получить регенерированные растения.

В культуре клеток и тканей успешно используют селективные среды. В селекции на устойчивость растений к патогенам проводят отбор при воздействии на культуру клеток патогена или токсинов, которые они выделяют. Так, при селекции на устойчивость был использован Т-токсин гриба *Helmintosporium maydis,* поражающего кукурузу с техасским типом ЦМС. Токсин вызывает гибель клеток или тормозит их рост. Оставшиеся в живых клетки устойчивы к токсинам, и есть основание считать, что регенерируемые из них растения будут устойчивы к патогену.

К селекции с помощью культуры растительных клеток непосредственно примыкает пыльцевая селекция. Возможен отбор линий кукурузы с разной скоростью роста пыльцевых трубок.

Более высокий уровень биотехнологических манипуляций представляет собой *генетическая инженерия.* Работа на уровне ДНК позволяет вводить в геном информацию о полезных признаках без сцепления с отрицательными свойствами. Так, например, введение дополнительных кодонов лизина в гены запасных белков кукурузы приводит к улучшению ее кормовой и питательной ценности.

Модифицированный белок активно синтезируется в семенах трансгенных растений кукурузы. В результате получены линии кукурузы с улучшенным качеством зерна. В дальнейшем такие трансгенные линии можно использовать для выведения новых гибридов и сортов методами классической селекции.

Другой путь улучшения аминокислотного состава неполноценных белков — синтез искусственных генов с заданными свойствами и перенесение их в клетки растений. Синтезирован ген, кодирующий белок, содержащий 80 % незаменимых аминокислот. Разработаны способы переноса этого гена в клетки злаковых растений.

В настоящее время работы в области генетической инженерии растений связаны главным образом с выведением исходных форм, обладающих устойчивостью к гербицидам, патогенам или насекомым-вредителям.

Получены трансгенные растения важнейших сельскохозяйственных культур, в том числе кукурузы, с повышенной устойчивостью к широкому ряду гербицидов: сульфонилмочевине, атразину, бромгексину, биалафосу, фенмедифану. Это позволяет шире использовать минимальную и нулевую обработки почвы, быть более гибкими в регулировании водообеспеченности растений.

От использования биотехнологически улучшенной кукурузы при массовом распространении кукурузного стеблевого мотылька получен значительный экологический эффект. В настоящее время решается задача защиты кукурузы от кукурузного листоеда, представляющего серьезную опасность в связи с развившейся устойчивостью к инсектицидам и отсутствием ротации культур.

В 2001 г. под трансгенными растениями было занято 7 % мировых площадей кукурузы. В целом биотехнологически улучшенные культуры в 2001 г. высевали на площади 52,6 млн га, в том числе 77 % устойчивых к специфическим гербицидам, 15 устойчивых к вредителям, 8 % устойчивых к гербицидам и вредителям.

Контрольные вопросы и задания

1. Каково систематическое положение кукурузы? 2. Какие особенности корневой системы кукурузы необходимо учитывать при разработке и проведении агротехнических мероприятий? 3. Каков коэффициент размножения кукурузы? 4. Какой фактор в полевых условиях обычно определяет скорость ростовых процессов кукурузы? 5. К какой группе растений по способу ассимиляции CO_2 относится кукуруза? 6. Чем достигается высокая эффективность использования воды кукурузой? 7. В чем состоит структурная адаптация листьев кукурузы к затенению? 8. Какова роль ростовых процессов в регулировании фотосинтеза? 9. От каких факторов зависит доля дыхания на поддержание в общих дыхательных затратах кукурузы? 10. Как изменяется потребность кукурузы в воде на протяжении онтогенеза? 11. Какие физиологические показатели могут быть использованы для установления необходимости полива кукурузы? 12. Как изменяется потребность кукурузы в элементах минерального питания в течение вегетации? 13. Назовите основные принципы оптимизации фотосинтетической деятельности посева кукурузы. 14. Каковы показатели устойчивости кукурузы к загущению? 15. Чем характеризуются последовательные этапы формирования зерна кукурузы? 16.За счет чего происходит формирование белкового комплекса зерна кукурузы? 17. От какого метеорологического фактора в наибольшей степени зависит урожайность кукурузы? 18. Каковы физиологические особенности гетерозисных гибридов кукурузы? 19. Перечислите основные современные направления селекции кукурузы. 20. Назовите перспективные направления генетической инженерии кукурузы.

Глава 4
ЗЕРНОБОБОВЫЕ КУЛЬТУРЫ

Зернобобовые культуры играют важную роль в сельскохозяйственном производстве. Они относятся к семейству бобовых (Fabaceae) и включают такие роды и виды растений, как горох, кормовые бобы, фасоль, соя, люпин, чина, чечевица, вигна, нут и др. В зеленой массе и семенах этих культур белка в 2—3 раза больше, чем в зерновых культурах семейства мятликовых.

Отличительные особенности зернобобовых культур — недетерминантный тип роста и способность к азотфиксации в симбиозе с клубеньковыми бактериями, что в значительной степени определяет специфику технологии их возделывания и направление селекции.

Однако наряду с явными преимуществами у зернобобовых имеются и недостатки. Их урожайность ниже, чем зерновых культур. В различных органах растений часто содержатся антипитательные вещества: ингибиторы трипсина и алкалоиды в люпине, танины в кормовых бобах и др. Зернобобовые чувствительны к болезням, вредителям и сорнякам, которые сильно снижают их урожайность. В научном и селекционном плане эти культуры также меньше изучены по сравнению с зерновыми, хотя в XIX в. многие выдающиеся открытия были сделаны с использованием бобовых растений в качестве объекта исследования: установление Г.-И. Менделем законов наследования на горохе, получение чистых линий В.-Л. Иогансеном у фасоли и др.

В XX в. роль зернобобовых культур в сельскохозяйственном производстве постепенно снизилась по ряду причин. Производство минеральных удобрений, пестицидов и других химикатов определило путь развития сельского хозяйства в разных странах на индустриальной основе. Применение искусственных удобрений позволило получать высокие урожаи зерновых культур и выращивать их как монокультуру. Роль бобовых в севообороте и повышении плодородия почвы была резко снижена.

Экологическое, биологическое и биодинамическое направления сельскохозяйственного производства XXI в. предусматривают использование бобовых растений в качестве пищевых и кормовых культур, способных поддерживать и повышать плодородие почвы, а создание урожая — за счет фиксации атмосферного азота.

В данной главе обобщены экспериментальные данные, относящиеся к особенностям роста, развития и других физиологических

процессов зернобобовых культур. Многие из них рассмотрены на примере сои, как наиболее разнообразно используемой в сельскохозяйственном производстве зернобобовой культуры, а также гороха, кормовых бобов и люпина.

4.1. Морфологические особенности

Физиология зернобобовых культур связана с их морфологическими особенностями.

Корневая система зернобобовых культур стержневая. На корнях образуются клубеньки. В клетки корней проникают бактерии Rhizobium, фиксирующие азот атмосферы. У многих видов корни глубоко проникают в почву и мощно развиваются. Например, масса корней у люпина желтого на песчаных почвах в отдельные годы превосходит надземную биомассу, что наряду со способностью усваивать азот атмосферы и труднорастворимые фосфаты почвы объясняет возможность получения высоких урожаев биомассы на бедных почвах без внесения азотных и фосфорных удобрений.

Стебель у некоторых видов зернобобовых культур полегающий (горох, чина, чечевица, фасоль, за исключением ее кустовых форм). Возделывание растений с полегающим стеблем и особенно их уборка затруднены. Селекционеры стремятся выводить сорта с неполегающим стеблем, в технологии используют приемы возделывания, предотвращающие или уменьшающие степень полегания, применяются совместные посевы с поддерживающей культурой.

Лист у зернобобовых культур сложный. По этому признаку зернобобовые делят на три группы: с перистыми листьями (горох, бобы, чина, чечевица, вигна, нут), с тройчатыми (фасоль, соя) и пальчатыми (люпин). Растения с перистыми листьями при прорастании не выносят семядоли на поверхность, и, следовательно, допустима глубокая заделка семян. Растения с тройчатыми и пальчатыми листьями выносят семядоли на поверхность почвы. Глубина их посева должна быть небольшой — 3—4 см.

Цветки неправильные, венчик состоит из пяти лепестков неправильной формы — парус, крылья, лодочка. В цветке 10 тычинок, из них одна короткая, и пестик. В завязи пестика находятся семяпочки, из которых после оплодотворения развиваются семена. Цветки расположены в пазухах листьев (узлах стебля) или образуют соцветие кисть на верхушках главного и боковых побегов. Цветение довольно продолжительное. Оно начинается с нижних узлов и соцветий главного побега и продолжается вверх по растению.

Плод у зернобобовых культур — боб, формирующийся из завязи пестика. У нута, чечевицы и сои плоды малосемянные, у других

культур в плодах содержится 3—5 семян. Созревание плодов, как и цветение, неравномерное, вначале созревают нижние бобы. У многих видов плоды после созревания растрескиваются, из-за чего возможны потери при уборке. У нута и люпина белого бобы не растрескиваются. Выведены сорта фасоли, чины, сои, люпина желтого и узколистного со слабой растрескиваемостью бобов.

Семя состоит из семенной оболочки и зародыша. На месте прикрепления семени к плоду находится семенной рубчик. Форма, размер и местоположение рубчика — видовые признаки. Зародыш состоит из двух крупных семядолей, составляющих большую часть массы семени, между семядолями находятся зародышевый корешок, зародышевые листочки и почечка. В семядолях накапливаются запасные питательные вещества, прежде всего белок и углеводы. Во время прорастания они используются растением на формирование проростка.

У большинства зернобобовых семена крупные. Например, масса 1000 семян у гороха в зависимости от сорта составляет 150—250 г, масса каждого семени в 5—6 раз больше, чем у пшеницы. Семена кормовых бобов, большинства видов фасоли и люпина белого еще крупнее. У некоторых сортов кормовых бобов масса 1000 семян превышает 500 г.

В ботаническом отношении семена зернобобовых культур неправильно называть зерном. Этот термин относится обычно к зерновым хлебам, имеющим плод зерновку. Однако условно принято называть зерном продукцию этих культур, когда урожай семян предназначен не для посева, а для пищевых, кормовых или технических целей. В мировой науке и практике термин grain Legumes (зерно) для зернобобовых культур принят.

4.2. Идеатипы (биотипы) и современные сорта

Виды зернобобовых культур характеризуются достаточно большим генетическим разнообразием. Существуют биотипы и сорта с недетерминантным, детерминантным и полудетерминантным типом роста. Эти сорта выводили в соответствии с потребностями производства, особенностями климата и других условий среды. Ограничение роста побега или ветвления достигалось в основном селекционным путем.

В умеренном климате, к которому относится большая часть России, на первое место выходят такие ограничивающие факторы, как недостаток тепла и связанный с продолжительной вегетацией недетерминантный тип роста растений.

Горох — основная зернобобовая культура России. Несомненным успехом селекции гороха было создание неосыпающихся сортов, начало которым положил сорт Неосыпающийся 1. В дальнейшем новые сорта выводили на неосыпающейся основе и с уко-

роченным стеблем, что обеспечило относительную устойчивость к полеганию, дружность цветения и созревания, повышение $К_{хоз}$ и, как результат, более высокую и стабильную урожайность.

Одним из направлений селекции гороха во многих европейских странах и в России стало создание безлистных форм. У таких сортов вместо листьев формируются усики. Ассимиляционная поверхность обеспечивается за счет крупных прилистников. Наличие усиков, особенно при укороченном стебле, создает прямостоящий пружинистый, хорошо аэрируемый и освещаемый ценоз (рис. 40). Интересны люпиноидные морфотипы гороха, у которых бобы прикрепляются на стебле так же, как у люпина.

Успехи отечественной селекции в повышении урожайности, устойчивости созревания (скороспелости) можно продемонстрировать на примере *люпина,* в частности узколистного. В последние годы с помощью искусственного мутагенеза и генетических рекомбинаций были выведены следующие идеатипы люпина узколистного (рис.41). *Дикий тип —у* него ветвление прекращается лишь при наступлении созревания на главном стебле. *Псевдодикий тип* — ветвление в такой же последовательности, как у дикого типа, но генетически блокируется соцветиями на побегах третьего — четвертого порядков. *Квазидикий тип* — с блокированием ветвления на побегах третьего — четвертого порядков и верхней ветви первого порядка. *Щитковидный тип* — генеративная сфера напоминает соцветие щиток, ветвление блокируется на побегах второго — третьего порядков. Цветение и созревание на главном и боковых побегах почти одновременное. *Метельчатый тип* — с компактным габитусом растения. Ветвление генетически блоки-

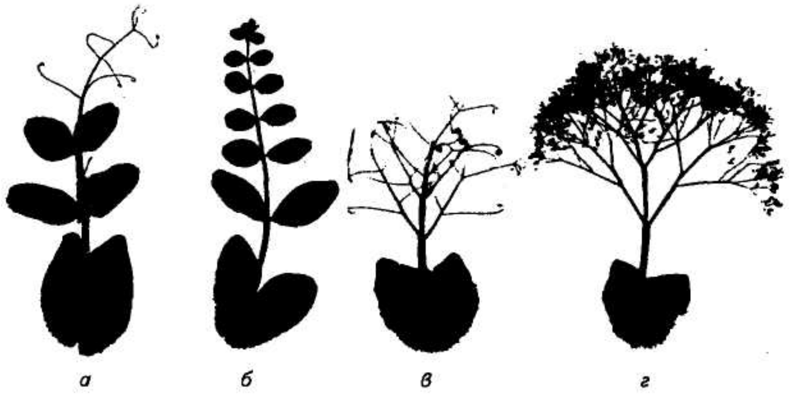


Рис. 40. Листовая пластинка у морфотипов гороха:
а — обычная; *б*— акациевидная; *в* — усатая; *г* — букетная

Рис. 41. Морфологические типы (модели) сортов люпина узколистного:
1 — дикий; *2*— псевдодикий; *3* — квазидикий; *4* — щитковидный; 5— метельчатый; б— колосовидный; 7—пальмовидный

ровано соцветиями на уровне второго порядка, а ветви первого порядка сильно укорочены. Цветение и созревание дружные. *Колосовидный тип* — ветвление блокировано бобами (цветками) на уровне первого порядка. *Пальмовидный тип* — ветвление блокировано на ветвях второго — третьего порядков, стебель фасциирован, крона компактная, как у пальмы.

В 80-е гг. XX в. были выведены сорта люпина узколистного Брянский 35 и Узколистный 109, относящиеся к дикому биотипу, со средней урожайностью 1,6 т/га. Новый сорт Брянский 123 характеризуется урожайностью 2,5 т/га. В дальнейшем был использован новый генофонд и созданы неосыпающиеся сорта Кристалл и Снежеть с ограниченным ростом, а также наиболее скороспелые сорта Дикаф 14 и Надежда колосовидного типа без ветвления. Постоянная задача селекционеров — создание сортов, устойчивых к болезням.

Люпин белый, несмотря на положительные качества — высокие урожайность семян, содержание белка, нерастрескиваемость бобов при созревании, трудно возделывать в условиях России из-за позднеспелости. В 80-е гг. XX в. были выведены сорта с ограниченным ростом — Старт и Мановицкий, которые устойчиво созревали в северной части Центрально-Черноземного региона. В 1998 г. в Госреестр селекционных достижений был внесен сорт Гамма — наиболее скороспелый из сортов люпина белого. Он созревает в южной части Нечерноземной зоны, бобы формируются только на

главном побеге и укороченных побегах первого порядка. Сорт способен давать урожайность семян 4—5 т/га при содержании белка 37—40 %. В настоящее время выведен сорт Детер 1, формирующий бобы только на главном стебле, что позволяет продвинуть эту высокобелковую культуру в более северные районы. Несколько сниженная семенная продуктивность отдельных растений у детерминантных сортов может быть компенсирована повышенной густотой стояния растений.

Изменение сортового состава особенно наглядно можно продемонстрировать на примере сои, возделываемой в США, где она занимает площадь 25—27 млн га. Среднегодовой темп роста урожайности с 1924 по 1997 г. здесь составил 22,6 кг/га, однако в последнюю четверть столетия он был на 40 % выше — 31,4 кг/га. За счет генетического улучшения сортов обеспечивалось ежегодное повышение урожайности — до 1980 г. — 15 кг/га, а в последующие годы — 30 кг/га. При сравнении старых и новых сортов, возделываемых по современной технологии, отдельные преимущества новых сортов, например неполегаемость, очевидны. Другие изменения (устойчивость к стрессовым факторам, лучшее использование продуктов фотосинтеза для создания урожая семян, повышение азотфиксации) менее выражены. Наибольший вклад в повышение урожайности сои обеспечили такие приемы возделывания, как более ранний посев, сужение междурядий, борьба с сорняками и снижение потерь при уборке.

Что касается улучшения канадских сортов сои, то наибольшее значение имело выведение раносозревающих и холодостойких сортов.

Есть два пути повышения урожайности семян новых сортов в сравнении со старыми: повышение $К_{хоз}$ или при его сохранении увеличение сухой биомассы. У сои, как и у кукурузы, повышение урожайности семян связано с усиленным притоком ассимилятов в семена в период налива последних. Увеличение сухой биомассы у новых сортов было в 2 раза больше, чем у старых (рис. 42), за счет повышения ЧПФ на фоне уменьшения листовой поверхности. Устойчивость новых сортов к полеганию обусловила повышение фотосинтеза посева.

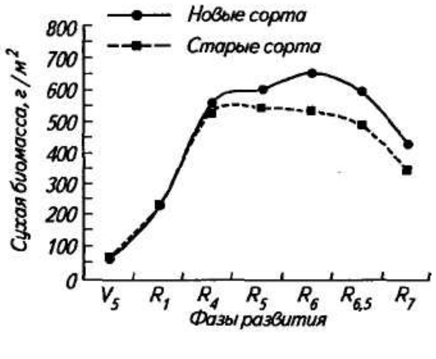


Рис. 42. Нарастание биомассы у старых (до 1976 г.) и новых сортов сои (Cumudini and Наше)

Накопление азота происходит так же, как и накопление сухой массы. Новые сорта начинают поглощать больше азота, чем старые, после начала

налива семян благодаря большей азотфиксации. Частичное удаление бобов у старых сортов увеличивало содержание азота в корнях, в то время как у новых оно оставалось без изменения. Таким образом, новые сорта способны лучше снабжать плоды ассимилятами в ходе налива семян благодаря большей аттрагирующей способности последних.

Большинство физиологических исследований проведено в сравнительно благоприятных условиях. При увеличении густоты посева с 33 до 50 и далее до 100 растений/м^2 урожайность новых сортов увеличивалась значительно сильнее, чем старых. Более того, старые сорта не реагировали на повышенную густоту стояния. Так, в благоприятные годы самая низкая урожайность у старых сортов была при наиболее высокой густоте посева, при которой новые сорта давали максимальный урожай. В других опытах, где в качестве стрессового фактора использовали засоренность, новые и старые сорта не различались по урожайности.

Следовательно, растения новых сортов обеспечиваются большим количеством ассимилятов во время налива семян, имеют улучшенную азотфиксацию и более высокую устойчивость к загущению посева, что и обеспечивает им преимущество по урожайности.

В последние годы широкое распространение получили выведенные в США трансгенные сорта сои, особенно устойчивые к гербицидам. Эти сорта в 2001 г. занимали 68 % всей площади под этой культурой в США и 98 % — в Аргентине, что составляет 46 % площади под соей в мире. Столь быстрое и широкое распространение обусловлено несомненными преимуществами трансгенных сортов: лучшей адаптацией, снижением затрат при выращивании, более высокой урожайностью. Уже выведены формы сои, устойчивые к вредителям, которые будут особенно перспективны в тех районах, где применяют инсектициды.

4.3. Онтогенез, рост и развитие

4.3.1. Прорастание и появление всходов

Прорастанию семян предшествует их набухание. Для набухания семян требуется 110—120 % воды от их массы. Первым трогается в рост корешок, разрывающий оболочку семени, затем стебелек. У люпина, фасоли и сои надземное развитие проростка и рост стебелька происходят за счет его подсемядольного колена — гипокотиля, а семядоли при прорастании выносятся на поверхность почвы, увеличиваются в размерах и зеленеют. У растений с перистыми листьями семядоли остаются в почве. Рост стебелька происходит за счет надсемядольного колена — эпикотиля. Первые листья у всходов настоящие, но с меньшим числом листочков. Про-

должительность набухания и прорастания зависит от температуры и в полевых условиях составляет 5—14 дней.

В процессе прорастания белки гидролизуются на пептиды и аминокислоты. Образовавшиеся аминокислоты затем превращаются в амиды, которые представляют собой транспортную форму азота, поступающего к растущим частям.

В лабораторных исследованиях при проращивании различных зернобобовых культур в рулонах и в сосудах с песком вначале быстрее растут корни, чем стеблевая часть проростка. К шестому дню проращивания длина главного корня в 2 раза больше, чем ростка. В последующие дни (7—10-й) темпы роста корней в длину снижаются, а у проростков увеличиваются. Культуры существенно различаются по темпам роста проростков. У быстрорастущих — люпина узколистного и вики посевной — темпы увеличения линейных размеров проростка в 2—2,5 раза выше, чем у других куль-' тур. Самый медленный рост у люпина желтого, затем у люпина белого. Горох и кормовые бобы занимают промежуточное положение. Формирование растущих органов проростка происходит за счет пластических веществ семядолей. О затрате энергии на дыхание свидетельствует существенное уменьшение сухой массы проростка (на 15—17 %) по сравнению с массой семени. Затем сухая масса проростка начинает постепенно увеличиваться благодаря начавшемуся фотосинтезу, причем быстрее у культур, выносящих семядоли на поверхность.

В структуре сухой массы проростка на 10-й день прорастания доля семядолей с оболочкой составляет у люпина белого и желтого 65—70 %, а у быстрорастущих люпина узколистного и вики соответственно 50 и 35 %. В зависимости от вида зернобобовых культур в корнях сосредоточено от 30 до 40 % пластических веществ, поступивших из семядолей в растущие органы, а в проростках — от 60 до 70 %.

После появления всходов начинается период вегетативного роста побегов, листьев и корней.

4.3.2. Вегетативный рост и репродуктивное развитие

По своей природе зернобобовые характеризуются *недетерминантным типом роста* растений. Кроме главного побега отмечают образование боковых побегов (ветвление). Горох, соя и кормовые бобы слабо ветвятся, их боковые побеги образуются из нижних пазушных почек. Урожай семян в основном формируется на главном побеге. У этих культур недетерминантный тип роста главного побега. При улучшении условий (влага, питательные вещества) побег растет длительное время. Генеративные органы закладываются и развиваются в узлах стебля последовательно снизу вверх. Когда в нижних ярусах стебля формируются и растут плоды, в

средних продолжается цветение, а в верхних только появляются бутоны.

У других видов (люпины) побег заканчивается соцветием, которое блокирует его дальнейший рост. Однако из пазушных почек появляются боковые побеги первого порядка, на них — побеги второго порядка и т. д. Такое ветвление также может продолжаться очень долго. Когда на главном побеге бобы достигают максимальных размеров, на верхних побегах может еще отмечаться цветение.

Недетерминантный тип роста накладывает отпечаток на все физиологические процессы в растении. Цветение от раскрытия нижнего цветка на растении до увядания или опадения верхнего цветка может длиться больше месяца. Генеративные органы на разных ярусах растения находятся в разных фазах развития. Продолжающийся вегетативный рост одновременно с формированием и развитием репродуктивных элементов определяет конкурентные взаимосвязи между этими органами в отношении распределения ассимилятов. При обилии влаги усиленный вегетативный рост удлиняет вегетацию, вызывает полегание растений и снижение урожайности семян. Созревание, как и цветение, растянуто во времени. Сначала созревают нижние бобы, которые у многих биотипов могут растрескиваться при созревании, а семена — осыпаться.

4.3.3. Фазы развития и микрофенология

У зернобобовых отмечают фазы всходов, бутонизации, цветения, зеленых, выполненных, желтых и спелых (бурых) бобов. Развитие растений оценивают также по органогенезу конуса нарастания. Выделяют 12 этапов органогенеза. Однако у зернобобовых первые этапы (I—III) очень короткие и трудно различимы, а другие длительны и разнообразны по морфологическим изменениям, что затрудняет точность оценки. Так, если в нижнем ярусе бобы зеленые, то в среднем они только завязываются, а в верхнем ярусе продолжается цветение. Поэтому, называя фенологическую фазу, всегда следует отмечать, какому узлу, побегу, ярусу на растении она соответствует. Однако начало цветения всегда можно определить по раскрытию первого цветка, а конец цветения по засыханию верхних цветков.

Некоторые исследователи предлагают фенологическую шкалу развития, где микрофазы обозначены соответствующими цифрами. Например, для гороха 1 — фаза первых настоящих листьев; 1.2 — вторая цифра за обозначением основной фазы развития показывает число листьев; 2 — фаза сложных перистых листьев; 3 — фаза бутонов; 4 — цветение, причем 4.1 — начало цветения, появление первого полностью раскрытого цветка; 4.2 — полное цветение и т. д.

Достаточно подробно разработана микрофенология сои, где фазы вегетативного роста обозначены буквой *V* с соответствующей цифрой, а фазы репродуктивного роста — буквой *R* (табл. 19).

19. Микрофазы развития сои

Микрофаза	Название фазы	Описание
Вегетативные фазы:		
VE	всходы	Появление семядолей над поверхностью почвы
V_1	первый узел	Полностью развитые простые листья на узле
V_2	второй узел	Полностью развитые тройчатые листья на узле
V_n	n-й узел	n узлов на главном стебле с полностью развитыми листьями
Репродуктивные фазы:		
R_1	начало цветения	Один раскрытый цветок на любом узле главного стебля
R_2	полное цветение	Один цветок на одном из двух верхних узлов главного стебля с полностью развитым листом
R_3	образование бобов	Бобы длиной 5 мм на одном из четырех верхних узлов главного стебля с полностью развитым листом
R_4	выполненные бобы	Бобы длиной 20 мм на одном из четырех верхних узлов главного стебля с полностью развитым листом
R_5	начало налива семян	Семена длиной 3 мм в бобах на одном из четырех верхних узлов главного стебля с полностью развитым листом
R_6	полный налив семян	Бобы содержат зеленые семена, которые заполняют гнездо створки плода на одном из четырех верхних узлов главного стебля с полностью развитым листом
R_7	начало созревания	Один нормальный зрелый плод на главном стебле
R_8	полное созревание	95 % зрелых плодов на растении. Требуется от 5 до 10 дней сухой погоды, чтобы влажность семян была меньше 15 %

4.3.4. Периоды роста, развития растений и формирования урожая

На каждом этапе вегетации создаются и развиваются определенные элементы продуктивности.

На начальном этапе (посев — всходы) и конечном (созревание) на растениях отсутствуют листья и другие зеленые органы, фотосинтез не осуществляется. Посев как фотосинтезирующая система функционирует от всходов до начала созревания. У зернобобовых культур этот этап фотосинтетически активной вегетации делится

на четыре периода: I — от всходов до начала цветения; II — цветение и образование плодов; III — формирование (рост) плодов и IV —налив семян. Основные процессы формирования урожая и выходные показатели каждого периода, оказывающие существенное влияние на процесс формирования урожая в последующем, приведены в таблице 20.

20. Периоды развития посева сои и их характеристика

Период	Фаза в начале и конце периода	Микрофаза сои (по классификации США)	Основные процессы формирования урожая	Основные выходные показатели периода
Посев — всходы (А)	Посев семенами — всходы	—	Набухание и прорастание семян	Густота всходов
Всходы — начало цветения (5,1)	Всходы — раскрытие нижнего цветка	V_1-V_5	Рост главного побега, листьев и формирование бутонов	Размер ассимиляционной поверхности
Цветение — образование плодов (В, II)	Раскрытие нижнего цветка — образование бобов на верхних ярусах	R_1-R_2 и R_3-R_4	Цветение и образование плодов, продолжение роста побегов	Максимальная площадь листьев; число плодов на единице площади
Рост плодов (В, III)	Сизые бобы - блестящие бобы	R_5-R_6	Рост плодов и развитие семян. В конце периода максимальные размер плодов и масса их створок	Число семян на единице площади; накопление биомассы; накопление протеина; площадь листьев; масса плодов
Налив семян (В, IV)	Блестящие бобы — пожелтение бобов	R_6-R_7	Налив семян. К концу периода масса семян максимальная, опадение листьев	Сухая масса семян (урожай); сбор протеина; урожай биомассы
Созревание (С)	Пожелтение бобов — бурые, сухие бобы	R_7—R_8	Созревание, потеря влаги семенами и створками плодов	Урожай созревших семян; сбор протеина с урожаем семян

Возможность и точность определения начала и конца каждого периода по морфологическим признакам, аналогичным у всех зернобобовых культур, позволяют изучать и сравнивать разные виды, сорта при разных условиях произрастания не только по конечной величине развития системы — урожайности семян, но и по всем динамическим показателям, характеризующим посев в конце каждого периода. Например, можно сравнить разные сорта гороха или определенные сорта гороха и сои по показателям второго пе-

риода (цветение и образование бобов), по его продолжительности, фотосинтетическому потенциалу, чистой продуктивности фотосинтеза, площади листьев, накоплению биомассы, азота и т. д., а также по интенсивности определенных физиологических процессов в течение каждого периода.

4.3.5. Продолжительность вегетации и отдельных периодов

Продолжительность вегетации зернобобовых культур от посева до созревания при весеннем посеве изменяется в широких пределах — от 80 до 140 дней и зависит от культуры, сорта и условий выращивания. Горох относится к культурам с коротким вегетационным периодом. Соя и люпин белый наиболее позднеспелые. В то же время культуры характеризуются генетическим разнообразием по продолжительности периода вегетации. Например, у сои он от 80 дней у ультраскороспелого сорта до более 170 дней у исключительно позднеспелого.

21. Продолжительность периодов формирования урожая и сумма активных температур у различных зернобобовых культур (в среднем за три года)

Культура	А-посев — всходы	I-всходы — начало цветения	II-цветение - образование бобов	III-рост бобов	IV-налив семян	С -созревание	II - С — всходы - созревание	I-С – всходы - созревание	А-С-посев — созревание
Продолжительность периода, дни									
Люпин белый	10	38	28	20	32	13	93	131	141
Люпин желтый	11	56	21	18	16	13	68	124	135
Люпин узколистный	9	39	26	8	19	15	68	107	116
Горох	9	41	12	16	12	7	47	88	97
Соя	10	43	27	13	16	12	68	111	121
Сумма активных температур, °С									
Люпин белый	125	560	510	375	520	155	1560	2120	2245
Люпин желтый	125	890	380	350	250	190	1170	2060	2185
Люпин узколистный	100	560	465	145	365	235	1210	1770	1870
Горох	115	590	215	300	230	120	865	1455	1570
Соя	130	720	500	230	250	175	1160	1875	2005

Это характерно и для других зернобобовых культур. Однако виды существенно различаются по продолжительности периодов и необходимой для их прохождения сумме температур (табл.21). Наименьшая продолжительность периода вегетации у гороха, репродуктивный период у него в 2 раза короче, чем у люпина белого. После образования бобов быстро растут и развиваются соя и люпин узколистный. У люпина белого особенно продолжительны периоды роста бобов и налива семян. Для него характерны очень толстые створки бобов, которые достигают максимальной массы лишь в конце периода роста плодов.

Репродуктивный период отмечается с момента раскрытия первого цветка на растении, хотя формирование и развитие бутонов происходят в период вегетативного роста задолго до начала цветения. Продолжительность цветения от раскрытия первого нижнего цветка до завядания верхних цветков зависит от вида, сорта и погодных условий. У большинства зернобобовых культур с детерминантным типом роста продолжительность цветения составляет 25—35 дней. У растений с *недетерминантным типом роста* в благоприятных условиях вегетативный рост главного (соя, горох, кормовые бобы) или боковых (люпин) побегов может продолжаться до конца вегетационного периода. У *детерминантного типа* вегетативная активность верхушечной почки прекращается, когда она преобразуется в соцветие. Такие растения характеризуются укороченным стеблем с уменьшенным числом узлов. У ветвящихся видов (люпин) рост боковых побегов первого или последующих порядков также может блокироваться. У люпина детерминация (прекращение роста) может быть на побегах 1, 2, 3-го и т. д. порядков. Обычно эти побеги укорочены, на них образуются укороченные соцветия с опадающими цветками. Часто вместо боковых побегов развивается цветковая почка.

Промежуточные формы между короткостебельными (детерминантными) и высокостебельными формами с непрерывным (недетерминантным) ростом часто называют *полудетерминантными.*

У недетерминантных сортов сои удлинение стебля и рост новых листьев продолжаются еще длительное время после начала цветения. Во время формирования плодов и семян нарастание новых листьев весьма существенно, что предполагает конкурентные отношения между вегетативными и репродуктивными органами. Поэтому ограничение вегетативного роста у недетерминантных форм весьма желательно, чтобы уменьшить опадение цветков, завязей и сократить абортивность семян.

В пределах вида продолжительность периодов репродуктивной фазы у позднеспелых сортов с недетерминантным типом роста больше, чем у раннеспелых. Кроме того, у них больше временные различия в наступлении аналогичной фазы у генеративных органов в нижних и верхних ярусах растения. Об этом можно судить по продолжительности периодов цветения и образования плодов.

4.4. Водный режим

На потребление воды растениями в течение вегетационного периода влияют его продолжительность и количество доступной влаги, что, в свою очередь, зависит от количества и распределения осадков, общего испарения и водоудерживающей способности почвы. Типичный ход кривой общего водопотребления соей в течение вегетации, включающей испарение с поверхности почвы и транспирацию растений, схематически представлен на рисунке 43. Потребление влаги растениями во время прорастания и в первые фазы развития очень низкое. По мере того как растения переходят в период быстрого роста (фазы V_3 — V_6), отмечается интенсивное увеличение ежесуточного потребления влаги растениями с максимумом в фазах R_1 — R_6 при наибольшей массе растений. Водный стресс угнетает фотосинтез, неблагоприятно влияет на цветение и завязывание бобов, ускоряет старение листьев. Засуха после образования бобов в период их роста снижает урожай. Особенно большое влияние на урожай оказывает дефицит влаги во время налива семян. В этом случае усиливается опадение листьев и ускоряется созревание. Сокращение периода налива семян может оказать большее влияние на снижение урожайности, чем прямое действие водного стресса на фотосинтез.

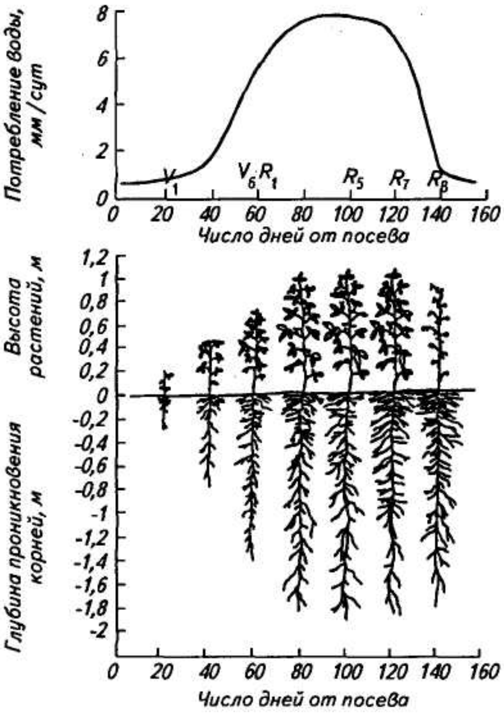


Рис. 43. Рост и потребление воды растениями сои в онтогенезе

При дефиците влаги во время цветения и формирования бобов снижается число плодов и семян на растении, а во время налива семян — их величина и масса. Уменьшение числа плодов и семян происходит на фоне снижения запаса ассимилятов в вегетативных частях растений в результате реутилизации. В последующем продолжающееся поступление ассимилятов в плоды может истощить

резервы углерода и азота в листьях и стеблях. Это в свою очередь снизит способность к их усвоению и уменьшит период налива семян.

Чувствительность сои к засухе в период налива семян может быть связана с тем, что в это время высока потребность в питательных веществах, необходимых для налива, а их запасов в растении недостаточно. Растения могут противостоять водному дефициту в этот период только за счет уменьшения числа бобов и семян на растении.

В засушливые годы на растениях люпина белого формируется меньше цветков, угнетается ветвление, резко уменьшается число плодов, семян, а также клубеньков на растении, урожайность снижается в 2—3 раза по сравнению с благоприятными условиями увлажнения. Эвапотранспирация при засухе в 2 раза ниже, чем во влажные годы, однако коэффициент водопотребления в этих условиях выше, чем в благоприятные годы, соответственно 415 и 345. Темпы накопления биомассы посевом в течение вегетации неодинаковы, что отражается на коэффициенте водопотребления. До цветения он в 2—3 раза выше, а в период роста бобов — в 2 раза меньше, чем в среднем за вегетацию. По мере усиления водного стресса усиливается дыхание и резко снижается фотосинтез. Азот-фиксация более чувствительна к умеренному водному стрессу, чем фотосинтез. Однако при сильной и продолжительной засухе фотосинтез совершенно прекращается, в то время как азотфиксация еще может осуществляться.

Засушливые условия до цветения сильнее угнетают формирование клубеньков, чем недостаточная влажность почвы с момента цветения. Рост клубеньков угнетается не только из-за недостатка влаги, но и вследствие снижения фотосинтеза у растений, поставляющих клубеньковым бактериям углеводы. Лучший симбиоз, а следовательно, и более интенсивное усвоение азота и связанный с ним процесс фотосинтеза происходят только при оптимальном режиме влажности. Различие числа и массы клубеньков при одинаковом режиме влажности почвы в разные годы опыта, различающиеся по температурному режиму, подтверждает это предположение.

Переувлажнение и особенно затопление также отрицательно сказываются на урожае зернобобовых культур. В условиях затопления отсутствие кислорода в почве приводит к быстрым изменениям активности физиологических процессов, в результате ухудшается энергообеспечение роста растений, снижаются их выживаемость и урожайность.

4.5. Фотосинтез

Максимум фотосинтеза листьев сои, как и других зернобобовых культур, приходится на цветение и формирование плодов. После смыкания рядков фотосинтез посева повышается с увеличением интенсивности света до полудня, а затем постепенно снижается.

В растущем листочке скорость ассимиляции CO_2 увеличивается и достигает максимума через несколько дней после завершения роста листа. В период роста бобов и налива семян 82 % CO_2 ассимилируют листовые пластинки, около 14 — створки бобов и 3 % — черешки и стебли. В эндогенной регуляции фотосинтеза большую роль играют фитогормоны, в частности абсцизовая кислота (АБК). При удалении бобов у сои содержание АБК в листе резко возрастает, а ИФ снижается. ИФ листа зависит от напряжения донорно-акцепторных отношений. В период роста бобов у растений гороха отмечена высокая ИФ у листьев, непосредственно обеспечивающих рост и развитие плодов.

4.5.1. Распределение ассимилятов

Многие факторы, действуя одновременно, влияют на формирование урожая. Для сои таковыми являются углерод и азот. Показано, что увеличение в усвоении одного из них сопровождается увеличением и другого. Очевидно, усвоение углерода и азота в растении регулируется таким образом, что эти источники согласованно лимитируют накопление биомассы. Их поступление в семена может происходить вплоть до окончания жизненного цикла растения. Однако это не означает, что семена имеют неограниченную способность усваивать ассимиляты в конце их налива. Замедление транспорта меченых ассимилятов из листьев в плоды с возрастом связано со снижением фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза листьев — более вариабельный фактор, лимитирующий рост семян, чем транспорт ассимилятов.

Обычно ассимиляты из листа транспортируются в ближайший потребляющий орган. В период вегетативного роста ассимиляты из верхних листьев поступают в точку роста и молодые растущие листья. Из нижних листьев ассимиляты поступают в корни, а из средних — ив корни, и в растущие надземные органы. На растениях с плодами ассимиляты из листа поступают в плоды и семена, находящиеся в пазухе этого листа, и даже в большей мере в узлы непосредственно над этим листом и ниже его.

Ассимиляты передвигаются из листа к стеблю, а затем транспортируются по нему как вверх, так и вниз, причем вниз в большей степени. При отсутствии бобов в пазухе листа или их удалении ассимиляты из этого листа поступают вверх и вниз по стеблю

и поглощаются бобами других ярусов, при этом основной поток направляется в нижнюю часть растения. Опадение листьев в сильно загущенных посевах приводит к опадению бобов в пазухах этих листьев.

Продукты фотосинтеза, ассимилированные до цветения, поступают в плоды зернобобовых культур в незначительном количестве. Так, практически весь углерод, который поступает в развивающиеся плоды гороха, вигны и люпина, ассимилируется в фазе репродуктивного развития.

У обычных генотипов гороха наибольшее количество ассимилятов поступает из листочков в плоды, находящиеся в пазухе данного листа. Прилистники играют заметную роль в поддержании жизнедеятельности корней и осевых органов надземной части, обеспечивают «ассимилятами плоды из других узлов. Доминирующая роль листа в питании плода, в пазухе которого он находится, сохраняется в течение всего периода роста плода. На рисунке 44 представлен баланс углерода у гороха в течение 30 дней развития плодов и показано ежедневное поступление углерода в семена из прилистников, листочков и створок плодов. Наибольшее количество углерода (выше 75 %) поступает в плоды из листочков и только 10—15 % из прилистников. Напротив, у вигны распределение ассимилятов между плодами более ровное независимо от их расстояния от донора ассимилятов. У некоторых сортов вигны и сои первый плод мало использует ассимиляты своего листа, позже сформировавшиеся плоды быстро монополизируют снабжение ассимилятами. У люпина белого главный побег заканчивается соцветием, боковые побеги формируются над главным и также заканчиваются соцветием. Верхние листья боковых побегов поставляют ассимиляты в основном соцветию данного побега, в то время как более нижние листья главного и боковых побегов обеспечивают ассимилятами корни.

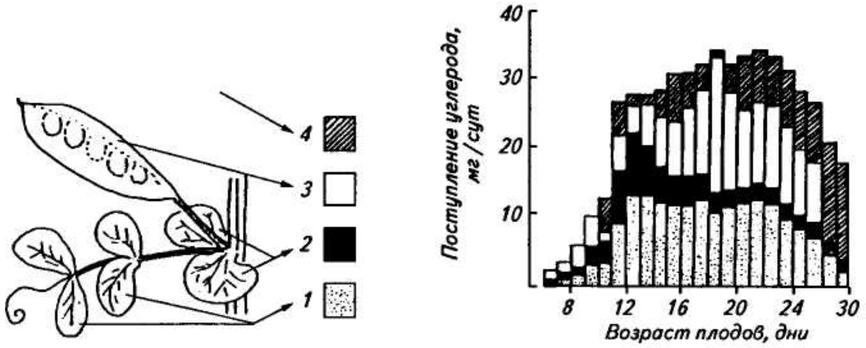


Рис. 44. Поступление углерода в семена гороха из органов-доноров:
1 — листочки; *2* — прилистники; *3* — створки плодов; *4* — междоузлия стебля

4.5.2. Посев как фотосинтезирующая система

Фотосинтетическая деятельность растений в посевах характеризуется рядом специфических показателей. Рассмотрим, как изменяются отдельные элементы фотосинтетической деятельности посевов зернобобовых культур по периодам развития, описанным ранее (см. табл. 2).

Площадь листьев. Нарастание площади листьев в посеве характеризуется параболической кривой с максимумом в конце периода цветения и образования плодов (рис. 45). В первый период до цветения площадь листьев нарастает медленно, и у сортов с ограниченным ростом главного побега или с ограниченным ветвлением (полудетерминантных) к началу цветения она составляет около 50 % от максимальной. Во время цветения и образования бобов площадь листьев нарастает высокими темпами.

Максимальный за вегетацию индекс листовой поверхности у зернобобовых культур может варьировать в широких пределах (3—8). Считается, что посев как оптическая фотосинтезирующая система наиболее производительно функционирует, когда ИЛП составляет 4—5. У зернобобовых культур с недетерминантным типом роста при улучшении условий возделывания, особенно при обилии осадков во время бутонизации, цветения и образования бобов, увеличиваются темпы и продолжительность образования новых побегов, листьев, узлов. В результате ИЛП в критический для формирования урожая период может существенно превышать оптимальную величину, составляя 7—10. Такое же явление отмечается в загущенных посевах. В этом случае нижние и даже средние листья сильно затеняются, снижается фотосинтез, нарушаются согласованность и оптимальный режим поступления ассимилятов в хозяйственно-ценные органы.

Зернобобовые культуры реагируют на недостаток влаги в период интенсивного роста торможением ростовых процессов. При засухе ИЛП обычно ниже 2, нетто-фото-синтез и урожайность семян резко снижаются.

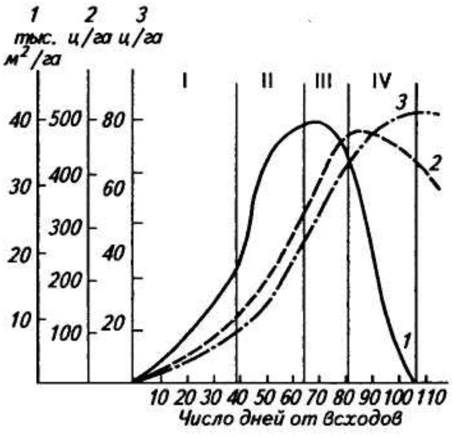


Рис. 45. Нарастание площади листьев и надземной биомассы люпина белого по периодам развития (среднее за 13 лет):
I— всходы — начало цветения; II—цветение — образование бобов; III— рост бобов; *IV*— налив семян; *1*— площадь листьев; *2* — надземная зеленая масса; *3* — надземная сухая масса

В период роста плодов площадь листьев начинает постепенно снижаться из-за отмирания нижних листьев. Однако в этот период, как и в предшествующий, она остается на достаточно высоком уровне, близком к оптимальному.

Во время налива семян отмирание листьев усиливается. К концу этого периода они полностью желтеют и у многих культур опадают.

Фотосинтетический потенциал. В целом за вегетацию ФП характеризует фотосинтетическую мощность посева. Очевидно, что у культур и сортов с продолжительной вегетацией ФП больше, чем у скороспелых. ФП у гороха и люпина узколистного составляет 1—1,5 млн ($м^2$·дн)/га; у сои, кормовых бобов и люпина белого—1,5—2,5млн ($м^2$·дн)/га. Различные сорта в пределах вида значительно различаются по этому показателю. Метеорологические условия также сильно влияют на величину ФП. Обилие осадков или орошение повышают ФП в 1,5—2 раза. У зернобобовых ФП до начала цветения составляет всего 15—20 % от общего за вегетацию. Основная часть ФП — около 70 % — приходится на периоды цветения, образования и роста плодов, которые по продолжительности составляют всего 30—40 % периода активной фотосинтетической деятельности растений (от всходов до конца налива семян).

Чистая продуктивность фотосинтеза. В среднем за вегетацию ЧПФ у зернобобовых культур меньше, чем у зерновых, и находится в пределах 3,5—5,5 г/($м^2$·сут). До начала цветения ЧПФ больше, чем в последующие периоды, что связано с лучшей освещенностью растений, так как площадь листьев в это время небольшая и листья не затеняют друг друга. К концу вегетации ЧПФ в связи со старением листьев снижается. Условия, способствующие увеличению ИЛП и ФП, снижают ЧПФ. Сорта с детерминированным ростом характеризуются более высокой ЧПФ. имеют значение также форма, направление расположения и анатомическое строение листьев. У люпина узколистного ЧПФ выше, чем у иных зернобобовых, включая и другие виды люпина.

Нарастание биомассы. Урожай биомассы в равной мере зависит от ФП и ЧПФ. Например, увеличить урожай биомассы в 2 раза можно путем повышения в 2 раза ФП или ЧПФ. Однако большинство приемов возделывания (оптимизация густоты стояния растений, применение удобрений, орошения и др.) увеличивает прежде всего площадь листьев и продолжительность их функционирования, т. е. ФП, при этом ЧПФ не только не повышается, а даже несколько снижается. В то же время мероприятия, направленные на борьбу с сорняками, повышают урожайность биомассы благодаря увеличению ЧПФ.

У зернобобовых наиболее высокие приросты биомассы отмечены в периоды цветения и образования бобов, а также их роста. Максимальное нарастание биомассы происходит в конце третьего периода (рост бобов) и может достигать у сои 150 кг/га в сутки. В период налива семян сырая биомасса уменьшается в связи с постепенным отмиранием листьев, а также уменьшением содержания влаги в растениях. Сухая биомасса продолжает увеличиваться и достигает максимального уровня в конце периода налива семян.

4.5.3. Изменения элементов фотосинтетической деятельности посева по периодам вегетации и их влияние на формирование урожая

При рассмотрении посева как системы, поэтапно формирующей урожай семян (конечная цель развития системы) через ростовые процессы, фотосинтез и дыхание, целесообразно выделить в этом временном ходе биологически обоснованные периоды, каждый из которых завершается важными с точки зрения создания урожая выходными показателями. У зерновых бобовых культур выделяются четыре периода от всходов до начала созревания, которые были описаны ранее (см. табл. 20). Конечные результаты развития посева в предшествующий период (выходные показатели) одновременно являются начальными для последующего периода (входные показатели). Такое структурное построение системы дает возможность установить динамические функциональные связи, а затем выразить их численно посредством корреляционного анализа и системы уравнений регрессии. Рассмотрим это на примере посевов люпина белого.

Площадь листьев и фотосинтетический потенциал. В первый период (до цветения) средняя площадь листьев (полусумма площади листьев на начало и на конец периода) невелика — всего 5—6 тыс. м^2/га. Во второй и третий периоды она возрастает в несколько раз, а во время налива семян, когда листья опадают, снижается в два раза (табл. 22). Таким образом, судя по величине площади листьев, посев как фотосинтезирующая система может наиболее производительно работать только во второй и третий периоды — от начала цветения до конца формирования плодов.

В благоприятные годы площадь листьев значительно (в 1,5— 2 раза) выше, чем в сухие (табл. 23). Довольно высокий коэффициент вариации свидетельствует о зависимости средней площади листьев от условий вегетации, прежде всего от количества осадков.

22. Показатели фотосинтетической деятельности посева люпина белого (в среднем за 13 лет)

Период развития	Длина периода, дней	Средняя площадь листьев, тыс. $м^2$/га	ФП, тыс. ($м^2$·дн)/га	ЧПФ, г/($м^2$·суг)	Прирост сухой массы, кг/га	Прирост зеленой массы, т/га	КПД ФАР, %
I — всходы — начало цветения	37	5,4	215	6,6	1400	10,7	0,73
II — цветение — образование бобов	26	30	750	4,0	2970	21,0	2,41
III — рост плодов	18	36	680	3,8	2550	15,9	2,12
IV — налив семян	24	17	435	4,0	1610	—	1,14
I—IV — всходы — начало созревания	105	19	2080	4,5	8530	47,6	1,57

23. Показатели фотосинтетической деятельности у люпина белого в разные по климатическим условиям годы

Годы	Периоды				
	I	II	III	IV	I—IV
Индекс листовой поверхности на конец периода					
Благоприятные	2,5	5,2	4,3	0,2	3,1
Влажные	2,3	4,5	4,2	0,2	2,8
Сухие	1,2	3,0	2,3	0,0	1,6
Фотосинтетический потенциал, тыс. ($м^2$ • дн)/га					
Благоприятные	280	890	885	535	2590
Влажные	260	840	850	490	2440
Сухие	170	550	445	305	1470
Чистая продуктивность фотосинтеза, г/($м^2$ • сут)					
Благоприятные	6,7	4,1	3,8	3,9	4,6
Влажные	6,6	4,0	3,7	3,9	4,6
Сухие	6,6	4,0	3,9	4,0	4,6

Фотосинтетический потенциал люпина белого за 105 дней активной вегетации составил 2080 тыс. ($м^2$ • дн)/га. Причем в первый период до цветения, равный по продолжительности 1/3 всей вегетации, он был всего 215 тыс., а в четвертый период, когда происходит налив семян, — 435 тыс. ($м^2$ • дн)/га. Таким образом, посев люпина белого, как и других зернобобовых культур, характеризуется наибольшей фотосинтетической мощностью во второй и третий периоды развития (т. е. во время цветения, образования и роста плодов).

Продолжительность второго и третьего периодов— 44 дня, или 42 % продолжительности фотосинтетически активной вегетации посева, но на них приходится 70 % ФП всей вегетации. При этом период от посева до созревания составил 130 дней.

В сухие годы ФП резко снижается во все периоды, но особенно сильно в третий. В том случае, когда даже в третий период выпадает достаточное количество осадков, ФП будет низким из-за влияния неблагоприятных условий в предшествующий период.

Чистая продуктивность фотосинтеза. В разные по метеорологическим условиям годы **ЧПФ** существенно не отличается от средней, коэффициент вариации невысокий — 9—10 %. Коэффициент вариации по периодам значительно выше средней, особенно во второй половине вегетации. Итак, условия среды оказывают незначительное влияние на ЧПФ. Во влажные годы этот показатель несколько ниже, чем в сухие, что объясняется большей площадью листьев и в связи с этим худшей их освещенностью.

Коэффициент использования (КПД) ФАР. Посев как фотосинтезирующая система функционирует в течение периода вегетации с различной производительностью. До цветения КПД ФАР невысокий даже при неблагоприятных для фотосинтеза условиях из-за небольшой площади листьев. Посев функционирует наиболее эффективно во второй и третий периоды, в это время КПД ФАР в 3—4 раза выше, чем до цветения. Во время налива семян он снова снижается в 1,5—2 раза в связи с опадением листьев. В этот период большое значение приобретают процессы перераспределения питательных веществ из вегетативных органов и створок плодов в семена. В среднем за 13 лет КПД ФАР за период вегетации от всходов до начала созревания составил 1,57%, коэффициент вариации — 31 %. В благоприятные годы (5 лет из 13) он повысился до 2, а коэффициент вариации составил 11 %. В сухие годы (4 года из 13) КПД ФАР составил всего 1,16, коэффициент вариации — 30 %.

Накопление биомассы. Максимальное накопление посевом сухой массы отмечается в конце четвертого периода, причем наиболее интенсивно этот процесс происходит во второй и третий периоды вегетации (см. табл. 22, рис. 45). В засушливые годы урожай сухой массы почти в 2 раза ниже, чем во влажные и благоприятные.

Урожай биомассы — один из выходных показателей развития системы и отдельных периодов (подсистем). В третий и четвертый периоды прирост биомассы полностью осуществляется за счет прироста плодов. Если выразить зависимость изменения урожая сухой биомассы *(у)* от изменчивости показателей ФП (x_1) и ЧПФ (x_2) в целом за вегетацию, то получим уравнение регрессии:

$$y = 0{,}038x_1 + 16{,}7x_2 - 72{,}9;$$

$$D = 0{,}962,\ d_1 = 0{,}994,\ d_2 = -0{,}032;$$

$$R = 0{,}980,\ r_1 = 0{,}980,\ r_2 = 0{,}752.$$

Это уравнение получено на основании данных таблицы 22.

Из уравнения вытекает, что связь урожая биомассы с ФП и ЧПФ близка к функциональной, коэффициент множественной корреляции *R* составляет 0,98. Высоки также коэффициенты частной корреляции (r_1, r_2).

Коэффициент детерминации *(D)* показывает, что изменчивость урожайности биомассы на 96 % зависит от изменчивости ФП и ЧПФ. Однако частные коэффициенты детерминации (d_1, d_2) свидетельствуют, что вариабельность урожая биомассы в наблюдаемых пределах (от 3 до 13 т/га) полностью определяется изменчивостью ФП. Вследствие относительной стабильности ЧПФ величина 16,7 x_2 практически постоянна.

4.6. Дыхание и его роль в продукционном процессе

Дыхание наряду с фотосинтезом определяет углеродный баланс в растении и, следовательно, его продуктивность.

По данным ряда исследователей, интенсивность дыхания у зернобобовых культур выше по сравнению с зерновыми. Так, ИД листьев гороха и сои составила 4,7—6,3 мг CO_2/(г сухой массы • ч), в то время как для сортов яровой пшеницы она была в пределах 2,5—3,5 мг CO_2/(г сухой массы • ч). Аналогичные данные для функционально активных листьев среднего и верхнего ярусов получены при сравнении ИД кормовых бобов и овса.

В онтогенезе дыхательная способность растений и отдельных органов непостоянна. Эти изменения определяются в основном внутренними факторами, прежде всего ростовыми процессами. Наибольшей скоростью выделения CO_2 у всех зернобобовых культур характеризуются молодые листья. По мере перехода листьев от импорта к экспорту ассимилятов их дыхание постепенно снижается. У растущих листьев и плодов затраты на дыхание больше, чем у старых листьев в нижних ярусах растений. Скорость дыхания у верхних (молодых) листьев кормовых бобов в фазе 4—5 листьев составляла (в мг CO_2/г • ч) 6,5, у средних листьев — 4,1, а у нижних — 3,2; в фазе бутонизации скорость дыхания снизилась, составив соответственно 5,3; 3,5 и 2,7. Стебли по сравнению с листьями дышат менее интенсивно, и в онтогенезе их дыхание снижается быстрее, чем у листьев. В корни бобовых культур может поступать до половины ассимилированного за сутки углерода, и значительная часть его (до 70 %) окисляется при дыхании. Дыхание репродуктивных органов (плодов) также снижается в процессе их роста. Дыхание молодых плодов гороха с массой менее 0,1 г составляло 8 мг/г • ч и снижалось до 0,8—1,2 мг CO_2 при увеличении массы до 0,5 г.

Интересные данные получены при определении интенсивности дыхания листьев, завязей, створок бобов и семян гороха на различных этапах органогенеза. Показано, что ИД створок боба

составляет 48—80 % дыхания листа, в пазухе которого находится боб. ИД створок боба, как и семян, по мере развития заметно снижается. Интенсивность дыхания зародыша высокая на 11-м и в начале 12-го этапа органогенеза и резко снижается в конце 12-го этапа.

Дыхание растений в посеве состоит из дыхания на рост и на поддержание. Около 50 % всех затрат на дыхание за вегетацию составляет дыхание на поддержание, вторая половина затрат —дыхание на рост. В углеродном балансе целого растения затраты ассимилятов на дыхание у разных культур значительны — от 30 до 60 % от поглощенного углерода. Они возрастают при неблагоприятных для роста и развития условиях.

Дыхание различных органов зависит от внутренних факторов, в частности от донорно-акцепторных отношений. Так, у завязавшихся бобов сои ИД выше, чем у других органов, что усиливает приток к ним дополнительного количества ассимилятов из листьев. Аттрагирующая способность растущих органов как акцепторов определяет и фотосинтетическую активность листьев как доноров ассимилятов.

Все факторы, которые оказывают влияние на рост и развитие, воздействуют и на дыхание. По реакции дыхания на стрессовые факторы можно судить о степени адаптации видов и сортов к этим факторам. При усилении дефицита влаги при выращивании сои прежде всего подавлялся рост, затем снижался фотосинтез и в последнюю очередь дыхание. В результате ухудшается углеродный баланс растения.

У зернобобовых культур отмечаются высокие затраты на дыхание в связи с азотфиксацией. Энергетические затраты на связывание атмосферного азота клубеньками оцениваются примерно в 3—4 г С/г N. Именно поэтому интенсивность дыхания корней с клубеньками у сои, люпина и бобов в 2 раза выше, чем при выращивании этих культур на минеральном азоте, т. е. без клубеньков.

Распределение ассимилятов на дыхание и накопление биомассы в различных органах растений у гороха, вигны и люпина заметно различается. Для сравнения были взяты разнотипные сорта этих культур: 1) неулучшенные — с недетерминантным типом роста, длительным вегетационным периодом, растянутым созреванием и низким $К_{хоз}$, 2) улучшенные — с ограниченным ростом, относительно короткостебельные, с более дружным созреванием семян. Закономерности распределения углерода (по приросту сухой биомассы) для биотипов с недетерминантным типом роста показаны на рисунке 46. До цветения наиболее существенное поступление продуктов фотосинтеза у всех трех видов отмечается в листья и корни. Соотношение поступления ассимилятов на этом этапе видонеспецифично. В этот период довольно велики затраты на дыхание как надземной части растений, так и корней с клубеньками. После цветения различия были

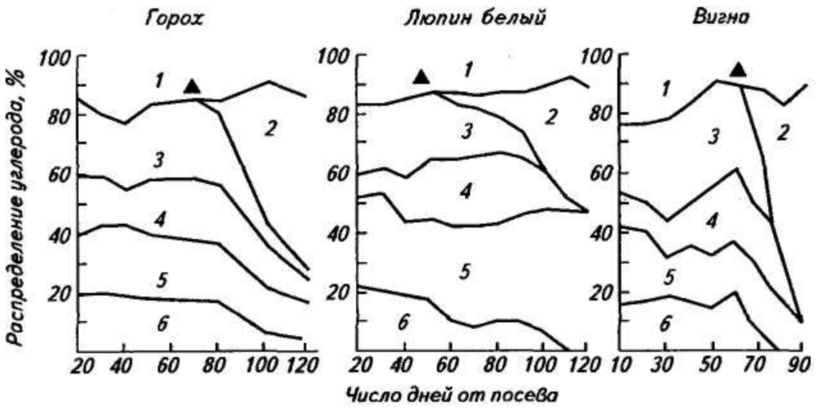


Рис. 46. Использование углерода фотоассимилятов в онтогенезе гороха, люпина белого и вигны на рост биомассы и дыхание (Pate, 1985):
Затраты углерода: *1* — побегов; *2*— репродуктивных органов; *3* — листочков и прилистников; *4*—стеблей и черешков; *5*—*6*— корней с клубеньками; а — начало формирования бобов

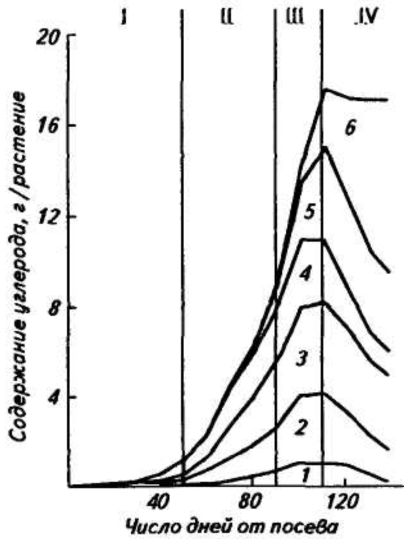


Рис. 47. Изменения в содержании углерода в органах растений люпина белого в онтогенезе:
1 — клубеньки; *2*— корни; *3*— стебли и черешки; *4*—листочки; *5*— цветки и створки бобов; *6*— семена.
I, II, III, IV — периоды развития растений по Г. Г. Гатаулиной

весьма существенными. У люпина около 50 % ассимилятов затрачивается на подземную часть, в частности на дыхание корней с клубеньками. У гороха и вигны отмечается быстрое уменьшение затрат ассимилятов на дыхание корней. Учитывая, что в процессе дыхания высвобождается энергия, необходимая для метаболизма и осуществления азотфиксации, можно полагать, что у люпина в этот период происходит активная азотфиксация. Это подтверждается данными о количестве атмосферного азота, усвоенного люпином. У гороха и вигны плоды развиваются быстрее, чем у люпина. Повышенное поступление ассимилятов в плоды сопровождается снижением их поступления в подземную часть растений.

Зная, в каких пределах изменяются затраты на дыхание, можно по изменениям содержания' углерода в органах растений в динамике косвенно судить о затратах на дыхание и о донорно-акцепторных связях. Данные о содержании углерода в динамике в растениях люпина белого представлены на рисунке 47. В течение четвертого периода (налив семян) семена становятся мощным акцептором углерода, когда донором выступают не только листья, но и все другие органы растений.

Сравнение баланса углерода у старых и улучшенных в процессе селекции сортов показало, что у улучшенного генотипа короче вегетационный период, меньше высота растений, а $К_{хоз}$ выше. Уменьшенная часть нерепродуктивной биомассы прямо связана с более высокой эффективностью поступления ассимилятов в семена. Однако у новых сортов не наблюдается лучшего использования ассимилятов корнями для фиксации азота. Соответственно затраты ассимилятов на дыхание у новых и старых сортов существенно не различаются. У люпина отмечается наибольшее потребление продуктов фотосинтеза на увеличение массы корней с клубеньками и на их дыхание. У вигны существенно ниже затраты на дыхание, чем у других видов, хотя сбор белка с 1 га у люпина в 1,5—2 раза выше, чем у гороха и вигны.

4.7. Азотфиксация и азотное питание растений

4.7.1. Симбиотическая фиксация азота бобовыми культурами

Зернобобовые и другие культуры семейства бобовых способны развиваться в симбиозе с азотфиксирующими бактериями рода Rhizobium, в который входит несколько видов. Для осуществления симбиоза и азотфиксации свободно живущие в почве или специально внесенные бактерии проникают в корни растения-симбионта. Такая инокуляция видоспецифична, т. е. данный вид ризобиума может инокулировать лишь определенный вид бобовой культуры или группу видов. Бактерии *Bradyrhizobium japonicum* инокулируют только сою, *Rhizobium lupini* инфицируют люпин, а *Rh. leguminozarum* вступают в симбиоз с горохом, кормовыми бобами, чиной и чечевицей. Существует и сортовая специфичность. Для успешного симбиоза штамм бактерий должен быть не только *специфичным,* но и *вирулентным* — хорошо внедряться в клетки корня растения, а также *активным* — интенсивно фиксировать азот воздуха. Если бобовую культуру давно выращивают в данном регионе, то в почве содержатся специфичные и конкурентоспособные штаммы бактерий. В этом случае дополнительная инокуляция, как правило, не дает эффекта. Если же культуру на данном поле высевают впервые, например люпин или сою, перед посевом

надо обязательно проводить инокуляцию, иначе клубеньки на корнях не образуются.

Лимитирующим фактором для эффективного симбиоза и азотфиксации может оказаться *кислотность почвы.* У большинства растений успешный симбиоз возможен при реакции почвенной среды, близкой к нейтральной (табл. 24).

24. Классификация зернобобовых культур по эффективности симбиоза в зависимости от кислотности почвы (Посыпанов)

Группа	Культура	$pH_{СОЛ}$						
		4,0	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5
1	Люпин желтый	3	4	5	5	5	4	2
2	Люпин узколистный, горох полевой	2	3	4	5	5	5	4
3	Бобы кормовые, горох посевной, вика посевная	1	2	3	4	5	5	4
4	Люпин белый, соя	0	2	3	4	5	5	5
5	Фасоль, чина посевная, нут	0	1	2	4	5	5	5

Примечание. 0 — симбиоза нет; 1 — симбиоз очень слабый, единичные мелкие клубеньки на отдельных растениях; 2 — симбиоз слабый, более половины растений с мелкими бледно-розовыми клубеньками; 3 — все растения с клубеньками, преимущественно мелкими, розовыми; 4 — более половины клубеньков крупные, розовые; 5 — много крупных красных клубеньков.

Горох полевой, люпин узколистный и особенно люпин желтый способны к эффективному симбиозу при выращивании на кислых почвах, а фасоль, чина и нут требовательны к нейтральной реакции почвенной среды.

Важными факторами эффективного симбиоза являются *влажность* и *аэрация почвы.* При засухе клубеньки быстро отмирают. В плохо аэрируемой почве в клубеньках снижается содержание леггемоглобина и резко уменьшается их азотфиксирующая способность. Зернобобовые культуры не следует выращивать на тяжелых заплывающих почвах, где отсутствуют условия для развития клубеньков.

Важны также и *температурные условия.* Для теплолюбивых культур (фасоль, соя, нут) оптимальная температура для азотфиксации 20—30 °С, а для культур длинного дня, произрастающих в умеренном климате, 15—20 °С.

Симбиотическая азотфиксация зависит также от *условий питания.* Особую роль в оптимизации азотфиксации наряду с фосфором и калием играют микроэлементы, особенно бор и молибден. Бор необходим на известкованных почвах, а молибден — на кислых. Любое нарушение питания может ограничить азотфиксацию и повлиять на содержание и накопление протеина в семенах и в зеленой массе.

В зависимости от региона азотфиксацию может лимитировать один из перечисленных факторов, а иногда и их сочетание. В этом случае бобовые растения испытывают недостаток азота и урожайность резко снижается.

Минеральный азот, как правило, подавляет симбиотическую азотфиксацию. Чем выше доза минерального азота, тем больше угнетается формирование клубеньков, снижается активность симбиоза. При высоких дозах азота клубеньки не образуются. Принято считать, что при создании благоприятных условий для симбиоза внесение минерального азота не повышает урожайность (табл. 25).

25. Урожайность зернобобовых культур (т/га) при благоприятных условиях симбиоза в зависимости от дозы азотных удобрений (Посыпанов, 1983)

Культура	Без азота	Доза азота, кг/га		$НСР_{0,5}$
		70—165	200-370	
Горох	3,00	2,92	2,64	0,37
Бобы кормовые	3,10	2,70	—	0,61
Люпин узколистный	2,61	2,76	2,83	0,33
Фасоль	2,99	2,91	2,96	0,23

Для формирования урожая бобовые культуры используют много азота. Потребление азота при урожайности 3—5 т/га составляет 250—350 кг/га. При благоприятных условиях выращивания около 70 % этого количества может поступать за счет азотфиксации.

Потребление азота зависит от культуры, сорта и условий возделывания. У сои при урожайности 2,54 т/га потребление азота составляло 180 кг/га, а при 5 т/га — 460 кг/га. С переходом на автотрофное питание после появления всходов растения в своем росте и развитии полностью зависят от поступления азота через корни. Оно может происходить из двух источников: за счет симбиотического азота, фиксируемого в корневых клубеньках, и минерального азота почвы, поступающего через корни. В процессе роста плодов азот в семена может поступать также путем его реутилизации из других органов.

Соя способна фиксировать азота более 300 кг/га, хотя этот уровень редко достигается. При низкой концентрации азота в почве фиксированный азот становится основным источником для роста растений, а при высокой — его фиксация резко подавляется.

4.7.2. Накопление азота посевом

В период вегетативного роста усваивается от 10 до 15 % общего азота, поступающего в течение вегетации, во время цветения и образования бобов (*R*\—R4) 30—35 % и в последующие периоды

(R_5—R_6) — 40—45 %. В оптимальных условиях поступление азота отмечается до фазы R_6. Недостаток азота в период максимального его потребления может вызвать уменьшение урожайности на 30—50 %, а протеина в семенах на 6—15 %.

Опыты с люпином белым показали, что общее поступление азота от всходов до начала созревания в зависимости от условий года изменялось от 150 до 300 кг/га и было неравномерным в процессе вегетации (табл. 26).

26. Накопление азота посевом люпина белого, кг/га

Годы	Период				
	I (всходы — начало цветения), 37 дней	II (цветение — образование бобов), 26 дней	III (рост бобов), 18 дней	ГУ (налив семян), 24 дня	I—IV (всходы — начало созревания) 105 дней
Всего за период					
В среднем за 13 лет	38	84	61	39	222
Благоприятные	46	100	82	75	303
Сухие	31	64	38	18	151
Влажные	42	101	82	33	258
В среднем за 1 сут					
В среднем за 13 лет	1,03	3,23	3,39	1,62	2,14
Благоприятные	1,40	3,84	4,55	3,00	2,78
Сухие	0,91	2,56	2,22	0,81	1,58
Влажные	1,10	3,74	3,90	1,27	2,28

Поглощение азота растениями, как и накопление биомассы, наиболее интенсивно происходит в течение второго и третьего периодов общей продолжительностью 40—48 дней. За это время накопление азота составляет около 70 % общего поступления за вегетацию, а в первый период (35—38 дней) — только 18—20 %.

Изменчивость в накоплении азота по периодам и в целом за вегетацию тесно связана с фотосинтетической деятельностью растений в течение первого и особенно второго периодов. Накопление азота в основном определяется фотосинтетическим потенциалом посева в течение второго периода. Изменчивость этого показателя на 67 % зависит от величины ФП этого периода. Поступление азота в растения для завершения роста бобов в течение третьего периода зависит от количества последних.

При рассмотрении накопления азота за вегетацию (Y) в зависимости от ФП по периодам *(X)*: $Y=f(X_1, X_2, X_3, X_4)$ выявляется тесная связь переменной Ус уровнем ФП первого и второго периодов (X_1, X_2) и слабая связь с ФП третьего и четвертого периодов:

$$Y=0{,}28X_1 + 0{,}72X_2 - 0{,}09X_3 + 0{,}15X_4.$$

Приведенное уравнение получено на основании данных наблюдений за 13 лет при четырехкратной повторности опыта.

Уравнение свидетельствует о большом вкладе ФП второго периода в общее азотонакопление, в то время как изменение ФП в третий и четвертый периоды мало влияет на общее накопление азота.

В третьем и четвертом периодах проявляется четкая зависимость накопления азота *(Y)* от числа семян, сформировавшихся на единице площади (*X*):

Для третьего периода:

$$Y = 5{,}7 + 0{,}7X;$$

$$D = 0{,}713;\ R = 0{,}841;\ F = 3{,}4;\ t_l = 11{,}1.$$

Для четвертого периода:

$$Y = -6{,}7 + 0{,}6X;$$

$$D = 0{,}517;\ R = 0{,}712;\ F = 2;\ t_l = 7{,}3.$$

В четвертом периоде изменчивость в накоплении азота особенно велика ($V = 74$ %). В то же время по характеристикам последнего уравнения она в меньшей мере, чем в третьем периоде, связана с числом семян. Это объясняется тем, что во время налива семян поглощение растениями азота невелико. Большее значение в этот период приобретает перераспределение ранее накопленного азота из других органов в семена.

У люпина белого, выращиваемого в Центрально-Черноземной зоне, 80-90 % накопленного в биомассе азота к концу вегетации сосредоточено в семенах. Аналогичные данные получены в условиях Калифорнии (США) у позднеспелого сорта люпина белого: при урожайности семян 5,7 т/га в них содержалось 80—88 % азота, накопленного растением за вегетацию.

4.7.3. Источники азота для развивающихся плодов

Листья, стебли, черешки, корни и клубеньки аккумулируют азот в фазе вегетативного развития вплоть до завязывания бобов. Наибольшее количество азота накапливается в листьях. С середины периода завязывания плодов отмечается уменьшение содержания азота в вегетативных органах в связи с началом оттока его в плоды. В таблице 27 представлены данные о поступлении азота в плоды в процессе их налива.

27. Поступление азота в плоды гороха, вигны и люпина при выращивании растений на симбиотическом азоте (Pate, Peoples, Atkins)

Источник поступления азота в плоды	Азот					
	мг/растение			% от поступившего в плоды		
	горох	вигна	люпин	горох	вигна	люпин
1. Из вегетативных органов, всего	259	147	516	65,5	60,1	58,1
В том числе:						
листья и прилистники	136	83	238	34,3	34,0	26,8
стебли, черешки, соцветия	74	36	48	18,7	14,7	5,4
корни, клубеньки	49	28	230	12,5	11,4	25,9
2. Всего (1 + 3)	395	245	888	100,0	100,0	100,0
3. Азот, фиксированный после цветения (2—1)	136	98	372	34,5	39,9	41,9

Из таблицы 27 видно, что поступление в плоды азота, фиксированного после цветения, весьма значительно и составляет для плодов гороха 35 %, вигны — 40 и люпина — 42 % от общего поступления. Если достигается максимум продуктивности плодов и семян, то азота, содержащегося в вегетативных органах к началу формирования плодов, просто недостаточно для удовлетворения потребности всех образовавшихся плодов. Следовательно, чем выше урожайность семян, тем больше должно быть азота, фиксированного после завязывания плодов, и соответственно выше фотосинтез растений.

Проблема оптимизации азотного питания бобовых культур сложна, так как связана с азотфиксацией. На разных этапах развития посева могут возникать лимитирующие факторы, связанные с изменениями как условий среды, так и структуры посева.

4.8. Минеральное питание

4.8.1. Элементы минерального питания

Фосфор. Семена бобовых богаты фитиновой кислотой, чем обусловлено накопление фосфора в них. Недостаток фосфора приводит к подавлению роста растений. Дополнительное его внесение увеличивает поглощение не только самого фосфора, но и калия. У сои при высоком содержании фосфора в среде наблюдается снижение передвижения железа, связанное с понижением уровня цитрата в растении. При внесении фосфорных удобрений в семенах сои возрастает содержание фосфора, магния, железа и серы. При повышении дозы фосфорных удобрений снижаются поглощение и содержание цинка. Высокое содержание фосфора

приводит также к снижению концентрации меди, железа, стронция и бария. Объяснить это можно разными причинами: снижением скорости поглощения этих элементов, эффектом разбавления, торможением передвижения из корней в побеги и др.

У сои фосфор способствует увеличению содержания белка и снижению жира. Этот элемент может также ускорять старение растений, регулируя транспорт углерода из хлоропластов. Если в цитоплазме фосфора недостаточно, то ассимилированный в процессе фотосинтеза углерод накапливается в хлоропластах как крахмал. Если же фосфора достаточно, то ассимиляты переходят из хлоропластов в цитоплазму и далее в виде сахарозы транспортируются в семена и другие части растения. Фосфор играет ведущую роль в формировании и развитии клубеньков.

Калий. В тканях растений он присутствует в виде свободных ионов или легко обмениваемых соединений и обладает наибольшей подвижностью по сравнению с другими минеральными элементами. Это преобладающий катион в цитоплазме клеток. Калий является активатором многих ферментов и играет большую роль в синтезе белка. Содержание его в листочках и черешках гороха, расположенных у третьего листа от верхушки побега растения, образовавшего 8—9 узлов, — наилучший показатель обеспеченности растения калием в целом. Брэй установил, что при содержании в пробах почвы 25 мг/кг доступного калия урожайность сои составляла 50 % от максимальной, тогда как при 100 мг/кг — 97 %. Наибольшее поступление калия в растения сои отмечалось в период образования и роста плодов, наивысшая скорость поглощения калия (1,7 кг/га в сутки) — на 87—94-й день после прорастания (см. рис. 49).

Экстремальные концентрации калия в растении составляют 0,3 и 5,7%.

Кальций. Он играет важную роль в минеральном питании бобовых. На кислых почвах кальций необходим для обеспечения нормального роста клубеньков и растений, доступности для них элементов минерального питания. Поглощение кальция у сои на начальных этапах развития растений протекает с низкой скоростью, а затем, постепенно возрастая, достигает максимума (2,7 кг/га в сутки) на 73—80-й день после прорастания (см. рис. 50). Подвижность кальция в растениях относительно небольшая.

Магний. Максимальная скорость поглощения магния соей наблюдается в период полного цветения и начала завязывания бобов, а в период налива семян она уменьшается. При недостатке магния в почве изменяются передвижение и локализация фосфора в растениях; в вегетативных органах его значительно больше, чем в семенах.

Сера. Она находится в растениях в виде сульфат-ионов. Серное голодание снижает скорость роста сои и уменьшает содержание в растениях нерастворимого азота. Растения сои более активно поглощают серу перед началом цветения. При использовании сер-

ных удобрений заметно снижается Поглощение молибдена растениями гороха.

Железо. Это компонент цитохромов, а также железосодержащих белков, связанных с фотосинтезом, фиксацией азота и участвующими в дыхании дегидрогеназами. При недостатке железа у растений наблюдается хлороз. При поглощении железо интенсивно транспортируется к активно развивающимся молодым тканям. У сои восстановление железа в корне происходит в клетках эндодермы и эпидермиса. Наибольшей восстановительной способностью обладают молодые корни второго порядка. Железо транспортируется растением в виде цитрата железа. Внесение железа подавляет поглощение цинка и его транспорт к побегам, а также поступление фосфора.

Цинк. Этот элемент — кофактор многих ферментов. В опытах с соей показано, что цинк легко перераспределяется в растениях, причем признаки голодания по этому элементу наиболее четко выражены у старых листьев. Дефицит цинка у сои проявляется в желто-зеленой окраске листьев и торможении роста. На желтых пятнах постепенно возникает некроз, тормозится рост клубеньков. Соя сравнительно устойчива к высоким дозам цинка (11 кг/га). При его внесении наблюдается торможение поглощения железа. Внесение цинка не влияет на содержание фосфора, калия, кальция, магния и меди в плодах.

Марганец. Этот элемент — активатор многих ферментативных систем, необходимый компонент хлорофилла. При его недостатке у сои наблюдается бледно-зеленая или желтая пятнистость между жилками листа, особенно на нейтральных почвах. При избытке марганца проявляется его токсичное действие: листья становятся морщинистыми, с хлорозными пятнами. Отмечается разная чувствительность сортов сои к избытку марганца. Внесение марганца снижает поступление цинка.

Молибден. Он необходим для фиксации бобовыми растениями атмосферного азота. По мере увеличения pH почвы доступность этого элемента для растений возрастает. На почвах, бедных молибденом, внесение этого элемента в количестве 0,2 кг/га повышает урожайность сои на 30—50 %. Молибден накапливается в семядолях, причем содержание его в семенах нижних плодов больше, чем верхних. Установлено, что в семенах сои с высоким содержанием молибдена (48 мг/кг) его достаточно для того, чтобы выращенные из них растения не нуждались в этом элементе даже на почвах, бедных молибденом.

Бор. Это основной элемент в действии фотохрома. Бор необходим для нормального деления и роста клеток и для метаболизма растения в целом. У сои обнаружен широкий диапазон концентраций бора, нормальное содержание этого элемента находится в пределах 20—100 мг/кг. Переходная граница между его дефицитом и достаточным содержанием в растениях составляет 16—20 мг/кг.

Медь. Связанная медь — составная часть окислительно-восстановительных ферментов. Содержание меди в высушенных образцах сои (надземная часть) разных сортов составляет 4—12мг/кг. Дефицит меди приводит к торможению роста и снижению урожайности сои.

Влияние недостатка меди, цинка и молибдена на содержание этих элементов в различных органах растений люпина (по Robson) показано в таблице 28.

28. Влияние дефицита меди, цинка и молибдена на концентрацию этих элементов в сухом веществе листьев разного возраста, стеблей и клубеньков люпина (цинка и молибдена — у люпина узколистного, меди — у люпина белого), мг/кг

Часть растения	Медь		Цинк		Молибден	
	Дефицит	Норма	Дефицит	Норма	Дефицит	Норма
Листья:						
растущие	0,5	1,2	11	50	—	—
молодые	0,6	1,5	7	28	0,01	0,03
старые	2,0	3,0	9	71	0,02	0,04
Стебли	0,9	1,4	5	18	0,03	0,90
Клубеньки	—	—	—	—	3,10	17,90
Масса растения, %	73	100	44	100	69	100

4.8.2. Содержание элементов минерального питания в растениях и потребление питательных веществ

Примерный вынос элементов питания соей при урожайности семян 4 т/га представлен в таблице 29.

29. Содержание питательных веществ, кг/га, в урожае сои (по Ohlrogge, Camprath)

Показатель	Семена	Солома	Корни и опад	Всего
Сухое вещество	3360	3920	1680	8960
N	250	80	40	370
P	25	10	5	40
K	65	42	23	130

Общее количество других элементов в этом урожае было следующим (кг/га): Са - 90, Mg — 40, S — 28, С1 — 11, Fe — 1,9, Mn -0,71, Zn - 0,2, Cu - 0,1, Во - 0,1, Мо - 0,01.

Содержание таких макроэлементов, как азот, фосфор и калий, в сухой биомассе зернобобовых зависит от вида растений, фазы их развития, почвы, применяемых удобрений, погодных условий. Наиболее высоко содержание азота в растениях обычно в начале вегетативного роста — 3,4—3,7 %. В дальнейшем его содержание находится в пределах 2,2—3,2 %.

Содержание фосфора (P_2O_5) в начале вегетации составляет 0,4—0,6 %, а в фазы цветения и образования бобов — 0,4—0,5 %.

Соотношение фосфора (P_2O_5) и калия (K_2O) в растениях составляет 1:2.

Если же рассматривать вынос питательных элементов растениями на формирование 1 т семян, то для люпина белого он составляет (кг/т): N - 80-90, P_2O_5 - 12-15, K_2O - 30-40. К началу созревания в бобах сосредоточивается 95 % азота, 80 фосфора и 90 % калия от общего содержания их в растении. Интенсивность поступления фосфора и калия сильно различается по периодам вегетации: до цветения всего 15—20 % от максимального их накопления в растениях (табл. 30). Наиболее высокая интенсивность потребления фосфора отмечается в период роста плодов, а калия — во время цветения и образования плодов. К концу периода роста бобов (фаза блестящих бобов) растения потребляют 70—80 % фосфора и 85—90 % калия от максимального количества за вегетацию. Поступление и содержание фосфора и калия в растениях увеличивается при внесении фосфорных и калийных удобрений.

30. Потребление фосфора и калия посевом люпина белого, кг/га (среднее за 13 лет)

Период	P_2O_5		K_2O	
	всего за период	за 1 сут	всего за период	за 1 суг
Всходы — цветение (I)	9	0,23	22	0,60
Цветение и образование бобов (II)	13	0,50	35	1,34
Рост бобов (III)	15	0,83	23	1,27
Налив семян (IV)	7	0,30	8	0,33
Всходы — начало созревания (I—IV)	44	0,42	88	0,83

Динамика потребления соей в течение вегетации азота, калия и кальция и распределение этих элементов по органам растений показаны на рисунках 48—50. Количество питательных веществ, потребляемых растениями в начале вегетации, невелико. Поступление и накопление некоторых питательных веществ в листьях происходят в течение всей вегетации вплоть до созревания, в других же органах эти процессы завершаются к фазе R^. Некоторые питательные вещества очень мобильны и переходят из старых частей растений в молодые и растущие. Азот, фосфор и сера оттекают в семена во время их налива из других органов растений. В этот период содержание названных элементов сильно снижается в листьях, стеблях и створках бобов, что наглядно видно на примере азота из рисунка 48. Однако некоторые элементы, такие как кальций, малоподвижны. Перераспределение таких элементов из старых частей в растущие незначительно (см. рис. 50). В связи с этим концентрация кальция в листьях к концу вегетации увеличивается.

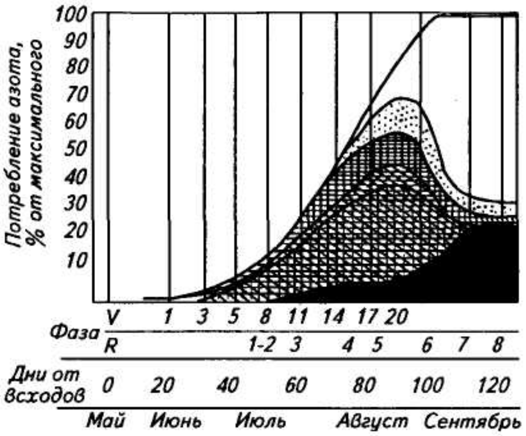


Рис. 48. Потребление и распределение азота у сои в онтогенезе:

— семена; — створки бобов; — стебли;
— черешки; — листья; — опавшие листья

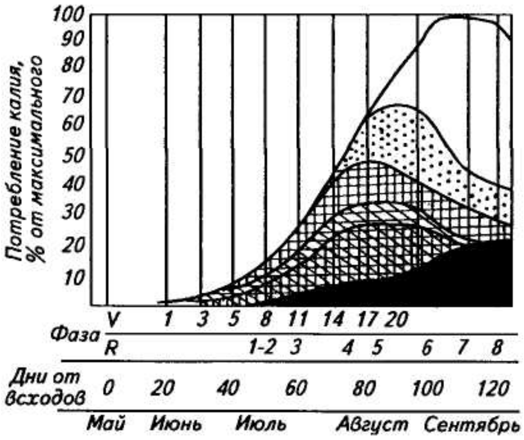


Рис. 49. Потребление и распределение калия у сои в онтогенезе

Перераспределение других элементов в растении в основном промежуточное между очень подвижным азотом и маломобильным кальцием. Фосфор и сера в этом отношении очень схожи с азотом. Калий оттекает из вегетативных органов в развивающиеся семена, но накапливается в створках плодов. Цинк и медь пере-

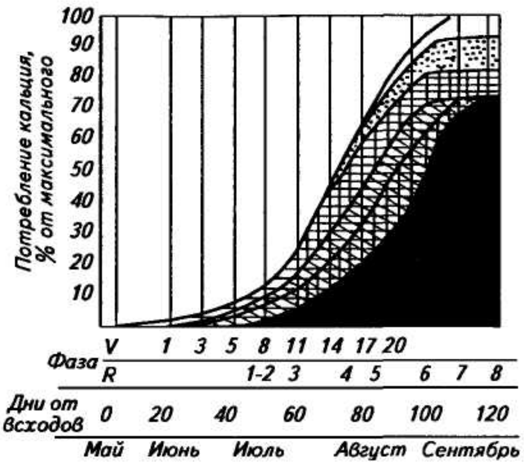


Рис. 50. Потребление и распределение кальция у сои в онтогенезе

распределяются, но не в такой степени, как азот. Магний, марганец, железо, бор и молибден характеризуются низкой подвижностью, но все-таки большей, чем кальций. Что касается железа, то у сои отмечаются большие сортовые различия в передвижении этого элемента.

Наиболее частые нарушения в минеральном питании у зернобобовых связаны с недостатком фосфора и калия, а также с повышенной кислотностью почвы.

4.9. Особенности формирования урожая семян

4.9.1. Цветение и формирование плодов и семян

Опадение цветков, молодых плодов (завязей) и недоразвитость (абортивность) семян распространены у многих культур. Эти явления связывают с разнокачественностью плодоэлементов — генетической, матрикальной и экологической. Обычно все эти формы разнокачественности взаимосвязаны.

Рассмотрим динамику цветения, образования завязей и опадения плодоэлементов на примере растений люпина белого.

На главном побеге у люпина белого образуется 30—45 бутонов. Цветки на соцветии раскрываются строго последовательно снизу вверх. Верхние 5—10 бутонов часто остаются недоразвитыми и абортируются, когда начинают раскрываться средние цветки. Период от раскрытия нижнего цветка на цветоносе главного побега

до раскрытия верхнего составляет 9—10 сут. Когда раскрыто большинство средних цветков на соцветии, у нижних цветков опадают лепестки и формируются завязи, а верхний ярус соцветия представлен бутонами разной степени развертывания. Когда на соцветии раскрыты верхние цветки, у средних завядают и засыхают лепестки, а в нижнем ярусе размер завязей уже составляет 1—2 см.

Обычно бутоны и цветки на соцветии не опадают до раскрытия, за исключением верхних. Массовое опадение верхних и средних цветков наблюдается после завядания и засыхания у них лепестков (на 7—9-й день после раскрытия нижних цветков). У цветков, которые должны опасть, к началу завядания лепестков цветоножка изгибается книзу, в то время как у нижних цветков и завязей она во все фазы их развития прямая и расположена под острым углом к цветоносу. Очевидно, в это время у них образуется отделительный слой. Завязи, образовавшиеся из средних цветков, опадают очень быстро, когда их длина всего 6—7 мм. На соцветии главного побега к моменту опадения всех лепестков остается 9—12 завязей из 30—35 бутонов. Однако из этих завязей в дальнейшем сохраняется всего 6—7 бобов, остальные опадают.

На одном растении обычно три побега первого порядка, и зацветают они одновременно — на 12—14-й день после раскрытия цветков на главком побеге, т. е. когда цветение на главном побеге завершилось. Из нижних цветков образуются завязи, а средние и верхние опадают. Динамика раскрытия цветков на боковых побегах аналогична таковой на главном побеге, но цветение завершается быстрее в связи с меньшим числом цветков на одной ветви первого порядка по сравнению с главным побегом.

У позднеспелых сортов последовательно по ярусам наблюдается цветение на побегах второго порядка, а при благоприятных погодных условиях — третьего и четвертого порядков. У скороспелых сортов с ограниченным ветвлением период цветения и образования плодов длится 20—25 дней, у позднеспелых — часто 30—35 дней.

Представленная картина цветения и образования плодов характерна для всех зернобобовых. У сои опадает от 40 до 80 % цветков в зависимости от сорта и условий вегетации. На растениях кормовых бобов в обычный по погодным условиям год завязывается около 60 % бобов от числа цветков, а в засушливом году — в 2 раза меньше. Часть завязей также опадает. Созревшие плоды составляют всего 17—30 % от числа цветков в зависимости от погодных условий.

Абортивность плодов и семян у гороха прекращается, когда семя в соответствующем узле достигает длины 6 мм. Эту фазу называют конечной фазой абортирования семян. До нее влажность семян составляет 80—85 %, а затем начинает постепенно снижаться. Масса развивающихся семян в это время составляет всего около 15 % максимальной, и только после прохождения конечной фазы она начинает быстро расти.

Почему так много цветков и завязавшихся плодов опадает? Можно ли увеличить число плодов? Известно, что каждый дополнительный боб на растении означает повышение урожайности на 3—4 ц/га.

Возраст цветка и его положение на цветоносе не влияют на содержание в различных его тканях аминокислот и крахмала. Следовательно, цветки опадают не потому, что в них поступает мало ассимилятов. Однако разные по положению на цветоносе цветки различаются по активности дегидрогеназ. В средних и верхних цветках их активность в 2—2,5 раза меньше, чем в нижних.

Важную роль в формировании генеративных органов, опадении цветков и завязей играет гормональная система. Известно, что ауксины, гиббереллины и цитокинины стимулируют рост и развитие плодов, а этилен и абсцизовая кислота (АБК) связаны с созреванием и обезвоживанием семян. Главную роль в этой системе играют этилен и ауксин. Этилен служит индикатором опадения, ауксин определяет чувствительность отделительного слоя к этому сигналу. Градиент ауксина в цветочной кисти определяет разницу в опадении плодоэлементов разных мутовок. Благодаря этилену образуется отделительный слой. Рост и развитие неопавших завязей регулируются абсцизовой кислотой. АБК регулирует рост биомассы семян, поступление в него ассимилятов, биосинтез запасных белков (см. рис. 11). ИУК и цитокинин обеспечивают аттракцию питательных веществ и их перераспределение в плоде. Только АБК стимулирует приток ассимилятов внутрь семени из флоэмы к развивающемуся зародышу.

Введение цитокинина в цветки люпина белого через ксилему и флоэму обеспечило 100%-ную завязываемость плодов. Однако урожайность семян при этом не увеличилась из-за повышенной абортивности семян в плодах, хотя снабжение растений питательными веществами было нормальным. Видимо, баланс гормонов, определяющих степень опадения плодоэлементов, носит биологический, адаптивный характер по отношению к условиям центра происхождения вида.

Очевидно, на первом этапе число репродуктивных органов регулируется гормонами, а в дальнейшем — снабжением их ассимилятами. В конкуренции за ассимиляты семена, вступившие в период налива раньше, имеют преимущества перед верхними, более молодыми, так как их аттрагирующая способность выражена сильнее.

Это является основой для значительной матрикальной и экологической разнокачественности плодоэлементов, проявляющейся даже в большей мере, чем у зерновых культур.

Недостаток влаги — основная причина снижения урожайности во многих регионах. Влияние орошения на число и динамику цветков и плодов на растениях кормовых бобов (рис. 51), а также на их урожайность показано в таблице 31.

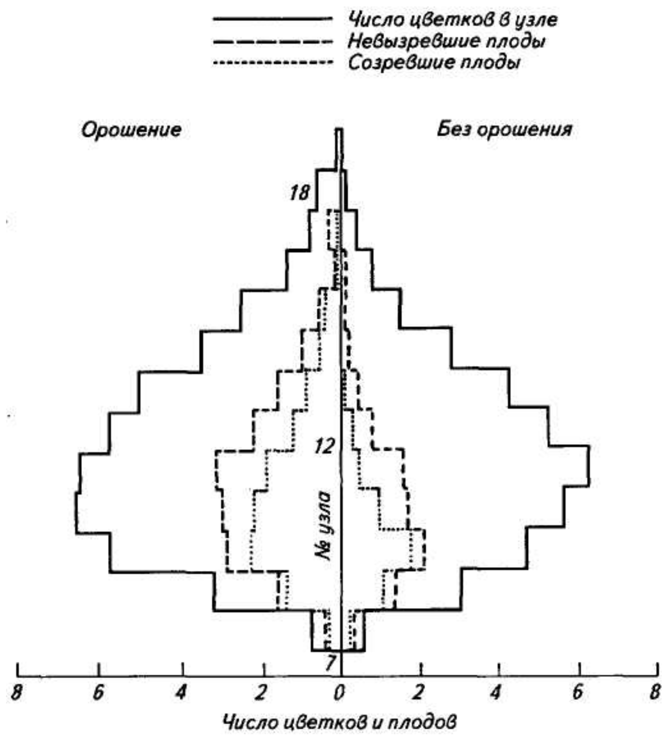


Рис. 51. Влияние орошения на число цветков, созревших и невызревших плодов по ярусам (узлам) растения кормовых бобов

Модель опадения завязавшихся плодов одинакова как при орошении, так и без него. Орошение увеличивает число завязавшихся на растении бобов, но не улучшает их выживаемость.

31. Влияние орошения на число цветков, плодов и урожайность семян у кормовых бобов

Показатель	Обычный год		Засушливый год	
	без орошения	орошение	без орошения	орошение
Число цветков на 1 растении	42,9	61,5	30,9	46,3
Число завязавшихся плодов на 1 растении	23,8	36,1	18,5	18,4
Число плодов к уборке на 1 растении	11,5	19,4	5,1	13,4
Завязываемость плодов, %	56,2	59,3	28,0	40,2
Зрелые плоды по отношению к завязи, %	46,7	53,3	60,4	72,0
Количество плодов к уборке по отношению к цветкам, %	26,0	31,4	16,9	29,3
Масса 1000 семян, г	412	448	392	495
Урожайность семян, т/га	3,9	5,6	2,1	6,1

При орошении на растениях образуется больше узлов, а сами междоузлия длиннее. Рост растений в высоту значительно активнее при орошении, особенно в засушливые годы. Во влажный год различия в росте, развитии и урожайности в вариантах с орошением и без него незначительны. Масса 1000 семян при орошении снижается из-за большого количества семян на растениях. Орошение увеличивает число цветков, завязавшихся плодов и бобов, достигших созревания благодаря увеличению числа узлов с цветками и плодами, хотя продуктивность отдельных узлов не повышается. При орошении существенно увеличивается накопление сухой биомассы, но это увеличение не пропорционально увеличению сухой массы семян. Орошение также улучшает деятельность клубеньковых бактерий. Азотфиксация увеличилась почти в 2 раза по сравнению с неорошаемым вариантом.

Зернобобовые сильно реагируют на изменения условий среды. Число цветков и плодов на растении зависит от генотипа, условий года и срока посева (табл. 32).

32. Число цветков, бобов и завязываемость плодов у разнотипных сортов люпина белого (среднее за три года из трех опытов)

Сорт	Число на одном растении		$\frac{\text{Плоды}}{\text{цветки}}$,%	Изменчивость в зависимости от условий года и срока посева		
	цветков	плодов к уборке		цветков на 1 растении	плодов на 1 растении	$\frac{\text{Плоды}}{\text{цветки}}$,%
Белый 6	74	10,4	13,9	36-127	5,3-15,3	9,1-18,7
Киевский мутант	58	8,2	14,2	38-79	2,3-16,8	5,8-24,7
Старт	54	9,8	16,6	33-81	4,0-14,4	14,5-23,6

Недостаток влаги в период бутонизации, цветения и образования бобов вызывает сильное дополнительное опадение цветков и завязей. Выбор генотипа, адаптированного к условиям среды, оптимальных срока посева и густоты стояния растений способствует увеличению числа бобов и семян, сформировавшихся на единице площади.

4.9.2. Формирование, налив, созревание плодов и семян

В развитии плодов и семян у зернобобовых культур выделяют четыре периода: цветение и образование плодов, рост бобов, налив семян, созревание. На эти периоды подразделяют фазу репродуктивного развития растений. Ей предшествуют период от посева до появления всходов и фаза вегетативного развития — от всходов до начала цветения. Частично периоды развития плодов и семян на растении накладываются друг на друга, что можно видеть на примере сои (рис. 52). В период от начала до конца цветения одновременно продолжается вегетативный рост (нарастают новые

листья или побеги), идет формирование плодов последовательно снизу вверх по ярусам растения и начинается налив семян в нижних бобах. Именно этот период — критический в формировании урожая. К концу его формируются плоды и обычно отмечается максимальная за вегетацию площадь листьев, что обеспечивает необходимую фотосинтетическую деятельность посева в этот и последующие периоды. Количество плодов, сформировавшихся на единице площади в этом периоде, определяет величину урожая. В последующие периоды число плодов может только уменьшиться из-за возможного их опадения.

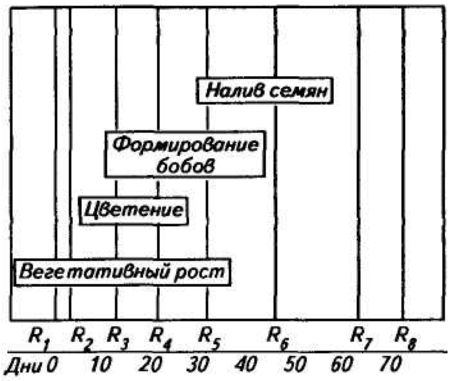


Рис. 52. Фазы и периоды развития сои

Графическая модель развития плодов и семян зернобобовых культур на примере люпина белого представлена на рисунке 53. В период роста плодов они быстро увеличиваются в размере. К концу этого периода линейные размеры плодов и их сырая масса максимальные; ассимиляты в основном поступают в створки плодов. В это время сухая масса створок достигает максимальной величины. Сухая масса семян составляет всего 25—50 % максимальной в зависимости от культуры. Сырая масса плодов на 80—90 % состоит из воды, причем в створках ее на 5—8 % больше, чем в семенах.

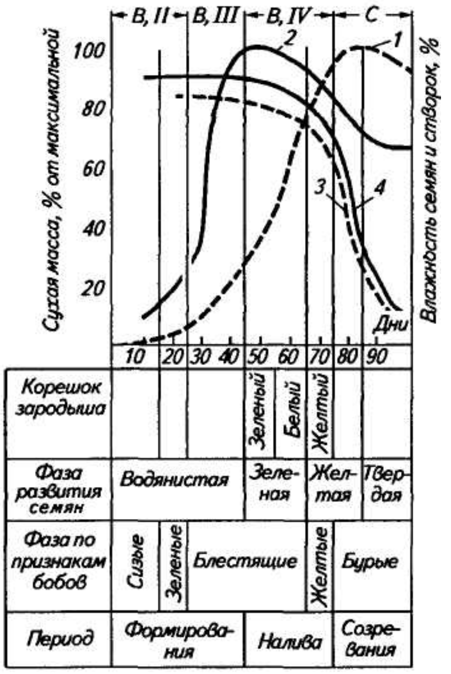


Рис. 53. Периоды развития плодов и семян люпина белого:
сухая масса (% от максимальной): 1 — семян; *2*— створок плодов; влажность (%): *3* — семян; *4*— створок плодов

В период налива семян пластические вещества поступают только в семена. Существует два источника этого по-

ступления: за счет фотоассимиляции и реутилизации веществ из других органов. Сухая масса створок за время налива семян обычно уменьшается. Содержание азота в створках плодов люпина белого за этот период снижалось с 2,5 до 0,5%, а в семенах увеличивалось с 4,7 до 8,2 %. Отток его происходит и из других органов.

К концу периода налива семян их сухая масса становится максимальной. Зеленая масса растений уменьшается из-за опадения листьев и снижения влажности, но сухая продолжает нарастать в связи с продолжающимся в этот период фотосинтезом и интенсивным поступлением ассимилятов в семена.

Влажность плодов, при которой заканчивается налив, т. е. прекращается поступление пластических веществ в семена, около 60 %, причем влажность створок больше, чем семян. В модели развития плодов и семян гороха, разработанной INRA (Франция), физиологическая спелость семян и завершение налива отмечаются при влажности семян 50 %, а у сои (модель США, фаза R_7) - 60 %.

Созревание семян — завершающий период их развития. В это время семена и створки плодов теряют влагу. Скорость созревания, характеризующаяся интенсивностью снижения влажности семян и створок плодов, зависит от погодных условий. При пониженных температуре и осадках созревание замедляется. Уборку зернобобовых культур иногда приходится начинать при влажности семян 30—35 %, чтобы избежать потерь урожая из-за растрескивания бобов при созревании у некоторых культур или ухудшения погодных условий при созревании позднеспелых видов и сортов.

Интенсивность поступления пластических веществ в плоды и семена неодинакова в разные периоды их развития. Самый активный приток пластических веществ в плоды отмечается в период роста бобов: в 2—3 раза больше, чем в предшествующий период, и в 1,5—2 раза больше, чем в последующий. Во время налива семян интенсивность накопления веществ в плодах в целом снижается, но в семенах достигает максимума и бывает в 1,5—2 раза больше, чем в предшествующий период.

Конкуренция между вегетативными и генеративными органами в период цветения и образования плодов во многом определяет направленность фотосинтеза и урожайность растений. Доля пластических веществ, поступающих в плоды, зависит от культуры, сорта и метеорологических факторов. Условия, благоприятные для ростовых процессов, усиливают ветвление и образование плодов на боковых побегах и верхних ярусах, но развитие плодов и поступление в них пластических веществ при этом замедляются.

Цветки и завязавшиеся бобы на побегах разных порядков, а также нижние и верхние гоюдоэлементы на одном побеге находят-

ся в состоянии конкуренции. При этом плоды, образовавшиеся раньше, имеют преимущества. Цветки и плоды с боковых побегов верхних ярусов опадают сильнее, и число семян в одном бобе на этих побегах меньше, чем на главном.

Интенсивность накопления биомассы за период формирования плодов в расчете на единицу площади у различных зернобобовых культур в среднем близка. Она резко снижается в условиях недостатка влаги.

Несмотря на то что для всех зернобобовых характерна аналогичная модель развития плодов и семян, обусловленная одинаковыми особенностями роста и типом плода, существуют и значительные видовые различия.

Сравнительное изучение формирования плодов и семян у гороха, сои и трех однолетних видов люпина — белого, желтого и узколистного показало, что для всех видов характерна сходная модель развития плодов. Однако культуры значительно различаются по продолжительности межфазных периодов (см. табл.21) и интенсивности поступления пластических веществ в плоды (табл. 33).

Горох способен быстрее накапливать биомассу, формирование плодов у него интенсивнее, чем у других культур. У гороха и сои тоньше створки плодов. После завязывания плодов увеличение массы створок и семян у этих культур более равномерное, чем у люпинов, у которых пластические вещества в период роста плодов в основном поступают в створки.

33. Накопление сухого вещества семенами и створками плодов у люпина белого и гороха, % от максимального

Период	Люпин		Горох	
	семена	створки	семена	створки
Цветение и образование плодов	3	41	23	62
Рост плодов	31	100	31	100
Налив семян	100	74	100	71
Созревание	87	66	98	62

4.9.3. Число плодов, семян на единице площади и масса 1000 семян

Различные элементы структуры урожая семян, такие как число плодов, семян на растении и на единице площади, а также масса 1000 семян формируются на разных этапах развития растений. Вариабельность этих элементов структуры урожая и их связь с элементами фотосинтетической деятельности посева по периодам развития показана на примере люпина белого (табл. 34).

Число плодов, сформировавшихся на единице площади, является выходным показателем второго периода (рост бобов). В дальнейшем этот показатель мало изменяется, так как частичное опадение плодов, которое наблюдается в посеве, происходит в течение второго периода. Этот показатель сильно изменяется по годам, коэффициент вариации составляет 40 %. В засушливые годы плодов формировалось на 56 % меньше, чем в благоприятные.

Число семян, сформировавшихся на единице площади, относится к выходному показателю третьего периода — налива семян (табл. 34).

Изменчивость этого показателя по годам высокая, коэффициент вариации 45 % и зависит, очевидно, от фотосинтетической деятельности посева в предшествующие периоды.

34. Влияние условий вегетации на число плодов, семян и массу 1000 семян у люпина белого

Показатель	Годы			
	среднее за 13 лет	благоприятные	влажные	сухие
Плоды, шт/м^2	246	360	256	160
Семена шт/м^2	800	1120	965	455
Масса 1000 семян, г	390	375	390	400

Основную часть в изменчивости количества семян занимает ФП второго периода — 59 % из общей дисперсии переменной 75 %. То, что фотосинтез посевов в третий период практически не влияет на число семян, сформировавшихся на единице площади, подтверждается также уравнением регрессии, при помощи которого исследуют связь между числом семян *(у)*, площадью листьев во втором *(x_1)* и третьем *(x_2)* периодах:

$$y=27+16{,}7x_1 + 3x_2.$$

Все показатели уравнения свидетельствуют о несущественном влиянии x_2. Поэтому можно вывести уравнение регрессии, где будет показана зависимость числа семян *(у)* от максимальной площади листьев в конце второго периода (х):

$$y=23 + 19x$$

Это уравнение используют для прогноза числа семян, которое может быть получено с единицы площади в конце вегетации.

В течение четвертого периода происходит налив семян, и в конце его семена характеризуются максимальной массой. Масса

1000 семян — сравнительно стабильный показатель. Коэффициент вариации составляет всего 9 %, в то время как для числа плодов и семян он равен 45 %. Влияние на массу 1000 семян увеличения среднесуточной температуры во время налива с 15 до 20 °С несущественно. Корреляция между массой 1000 семян и их числом отрицательная, а с количеством осадков положительная. Однако в целом указанные факторы слабо влияют на массу 1000 семян.

Итак, при рассмотрении связей элементов структуры урожая (число плодов, семян и массы 1000 семян) с элементами фотосинтеза посева в различные периоды его развития установлено, что основное влияние на число плодов и семян оказывают средняя площадь листьев, фотосинтетический потенциал второго периода, когда происходит цветение и образование плодов.

Важным показателем развития посева является максимальная площадь листьев — выходной показатель второго периода. В свою очередь, ФП и площадь листьев второго периода связаны тесной корреляционной зависимостью с аналогичными показателями первого периода (цветение и образование плодов).

4.9.4. Урожай семян и сбор протеина с урожаем биомассы и семян

Урожай семян и сбор протеина с урожаем биомассы и семян — показатели конечных выходных величин посева. Из таблицы 35 видно, как изменяются урожайность семян и сбор протеина, если в тот или иной период развития посева складываются неблагоприятные условия, вызывающие изменение состояния посева.

В свою очередь, это влияет на последующее развитие посева и формирование урожая. При недостатке влаги урожайность уменьшается более чем в два раза. Во влажные годы из-за прохладной погоды урожайность на 0,65 т/га меньше, чем в благоприятные.

35. Урожайность семян и сбор протеина у люпина белого

Показатель	В среднем за 13 лет	Годы		
		благоприятные	влажные	сухие
Урожайность семян, ц/га	30,8	44,4	37,9	18,2
Сбор протеина, ц/га:				
с урожаем семян	11,9	17,1	14,3	7,2
с урожаем биомассы	13,9	18,9	15,7	9,7

Недобор урожая в отдельные годы чаще всего связан с недостаточным нарастанием площади листьев в первой половине вегетации и с общим снижением ФП. Однако если в перспективе урожайность составит не 4—4,5, а 6—7 т/га, то потребуется генетическое преобразование растений, т. е. создание форм с повышенной чистой продуктивностью фотосинтеза. Важно изменить структуру растения таким образом, чтобы большая часть продуктов фотосинтеза использовалась на формирование и рост бобов и семян, т. е. был больше $К_{хоз}$.

Для обеспечения урожайности люпина белого не ниже 4— 5 т/га необходимо, чтобы на каждом растении при густоте 400 тыс/га (40 растений на 1 $м^2$) было 10—12 бобов, а на 1 $м^2$ 1300—1400 семян.

Накопление протеина в биомассе тесно связано с фотосинтетической деятельностью посева во все периоды его развития и зависит в основном от изменчивости по периодам средней площади листьев и ФП.

На накопление протеина в семенах влияют те же факторы, однако в этом случае усиливается роль ФП четвертого периода, когда происходит налив семян. В этот период накопленный ранее азот из вегетативных органов и створок плодов реутилизируется в семена. В то же время в течение только четвертого периода из почвы усваивается от 15 до 25 % общего содержания азота в растениях.

Изменчивость накопления протеина в семенах *(у)* полностью определяется числом образовавшихся семян *(x_1)* и мало зависит от изменчивости массы семян *(x_2)*:

$$у = 0{,}01427x_1 + 0{,}02x_2 - 9{,}3.$$

Однако в засушливые годы, когда формируется мало семян и масса 1000 семян обычно повышается, 39 % общей дисперсии переменной определяется изменением массы 1000 семян. Следовательно, сбор протеина с 1 га зависит от тех же показателей, характеризующих развитие посева в отдельные периоды, что и урожай семян. Однако в накоплении протеина важнее роль площади листьев и фотосинтетического потенциала в третьем и особенно в четвертом периодах.

Таким образом, выходные показатели периода цветения и образования плодов в значительной мере определяют размер будущего урожая семян. В этот период одновременно с цветением и образованием плодов высокими темпами нарастает листовая поверхность. Для формирования урожайности семян 4—5 т/га необходимо, чтобы максимальная площадь листьев к концу данного периода была 50—55 тыс. $м^2$/га, а фотосинтетический потенциал в течение периода — 850—900 тыс. ($м^2$·дн)/га.

4.10. Химический состав и качество урожая

Семена бобовых отличаются высоким содержанием белков и жира. Так, соя содержит около 40 % белка, 26 % углеводов, 20 масла, 4 минеральных солей, 2 % фосфолипидов и достаточное количество водо- и жирорастворимых витаминов. В состав соевого масла входят в основном пальмитиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая и линоленовая кислоты. Сахара представлены сахарозой, рафинозой и стахиозой. Семенная кожура составляет 7—9 % массы семени, и в ней содержится кальция 34—37 % от общего его количества в семени.

Содержание питательных веществ в семенах бобовых зависит от вида, сорта и условий возделывания. Так, содержание белка у сои варьирует от 35 до 45 %, у видов люпина от 33 до 45, у гороха от 21 до 32, у нута от 17 до 28, у чечевицы от 25 до 32, у фасоли от 20 до 28 %. Прорастающие семена бобовых содержат значительно больше каротина, токоферола, витамина С, пантотеновой кислоты, биотина, никотиновой кислоты, тиамина, рибофлавина, холина и витамина B_{12}, чем покоящиеся семена.

Виды бобовых существенно различаются по аминокислотному составу. В белках всех бобовых недостаточно метионина и триптофана, но много лизина, которого сравнительно мало в зерновых культурах. Добавка в рацион, состоящий из бобовых, метионина существенно повышает питательную ценность белков.

В семенах многих бобовых, в том числе сои, содержится термолабильный ингибитор трипсина, из-за чего питательная ценность белка снижается. Термообработка значительно улучшает качество белка этих культур. В семенах люпина не содержится ингибитор трипсина, поэтому их можно использовать на корм в сыром виде. В семенах бобовых могут содержаться и другие антипитательные вещества, например алкалоиды в люпине, фитогемаглютинины или лектины в сое, фасоли и других бобовых, латирогены у чины. Обычно вымачивание и термообработка нейтрализуют токсичное действие этих веществ. Кроме того, в современных кормовых сортах люпинов содержится незначительное количество алкалоидов—0,03 % и менее по сравнению с 1—2% в диких формах или в алкалоидных сортах, используемых для сидерации. Лектины могут вызывать агглютинацию эритроцитов, которую теряют при нагревании.

Проблемы, связанные с удалением или уменьшением нежелательных соединений в семенах бобовых, можно решить технологически (тепловая обработка) либо с помощью селекции. Улучшить питательную ценность зернобобовых путем селекции можно двумя способами. С одной стороны, необходимо снизить в семенах бобовых концентрацию токсичных и других нежелательных соединений или даже полностью избавиться от

них, а с другой, необходимо оптимизировать содержание белка и улучшить его качество. Установлен полиморфизм по содержанию большинства антипитательных веществ у различных видов зернобобовых, и, очевидно, возможен их генетический контроль.

Питательную ценность зернобобовых оценивают по содержанию белка в сухой биомассе растений и в семенах, а также по аминокислотному составу белков. Поскольку между содержанием белка и урожайностью существует обратная корреляция, то селекционерам следует вести отбор на повышение урожайности при среднем содержании белка, чтобы увеличить сбор белка с единицы площади. Для производства структурированных растительных белков, а также наполнителей, используемых вместо мяса, наиболее пригодным сырьем будут семена с высоким содержанием белка, такие как соя и люпин.

При использовании бобовых и других культур на корм вполне возможно составление смесей, сбалансированных как по содержанию белка, так и по аминокислотному составу. Если же присутствует один основной источник белка, то чем лучше сбалансированы в нем аминокислоты, тем выше его питательная и экономическая ценность. В пределах каждого вида существуют различия как по содержанию белка, так и по его составу, которые можно использовать в селекционной работе.

4.11. Потенциальная продуктивность и пути улучшения зернобобовых культур

Потенциальную продуктивность зернобобовых культур можно продемонстрировать на примере сои. Рекорд США по урожайности сои составил 8 т/га, что в 2,8 раза ниже, чем для кукурузы (22,4 т/га).

Урожайность зернобобовых культур, как правило, ниже, чем зерновых, так как на синтез протеина тратится больше энергии, чем на синтез углеводов. Кроме того, много энергии затрачивается на поддержание симбиотической азотфиксации. Однако генетический потенциал и совершенствование технологий могут обеспечить значительное повышение урожайности. Урожайность семян кормовых бобов в европейских странах с достаточным количеством осадков на уровне 5 т/га. Такая же урожайность отмечается у лучших сортов гороха при благоприятных условиях возделывания. Новые сорта люпина узколистного обеспечивают урожайность семян 3—4 т/га, а люпина белого 4— 5 т/га. О потенциале урожайности сои можно судить по фактически достигнутым результатам рекордной урожайности в

США, а также по расчетам на основании тренда роста урожайности по годам.

Оптимизация и увеличение фиксации азота. Они заслуживают внимания селекционеров, тем более что новые более урожайные сорта потребляют азота больше, чем старые. Это особенно важно для устойчивого (поддерживающего) земледелия.

Антипитательные вещества. Это традиционная проблема химического состава зернобобовых культур. В селекции задача выведения сортов, не содержащих те или иные антипитательные вещества, безусловно, может быть решена. У всех видов этих культур существуют мутанты с нулевым содержанием тех или иных токсичных веществ, например танина и вицина в кормовых бобах. Уже выведены сорта, в которых эти вещества отсутствуют. Это же относится и к сортам люпина, в которых содержание алкалоидов снижено в десятки раз и безопасно для использования продукции на корм и в пищу. Многие из антипитательных веществ могут быть удалены полностью или их содержание значительно снизится при промышленной обработке (тепловая обработка, экстракция). Более того, извлечение этих веществ позволяет многие из них успешно использовать в фармакологии и других отраслях, где применяют биологически активные вещества.

К лимитирующим факторам относятся болезни зернобобовых. Найдены источники генетической устойчивости ко многим болезням у некоторых видов зернобобовых культур и создаются устойчивые к болезням сорта.

Биотехнология и генетическая инженерия. Они открывают широкие возможности применения зернобобовых. Например, трансформация генов устойчивости к болезням, вредителям, гербицидам или генов специфического синтеза протеина и других веществ. Выведенные в США трансгенные сорта сои, устойчивые к гербицидам, необычайно быстро (за 5—6 лет) стали высевать на огромных площадях, особенно в США и Аргентине. В 2001 г. они уже занимали 46 % общей площади под соей в мире с тенденцией последующего расширения. Несомненно, что созданные трансгенные формы сои, устойчивые к вредителям, также найдут применение в производстве. При выращивании таких сортов снижаются затраты на производство единицы продукции, повышается урожайность, появляется возможность применения для уничтожения сорняков наиболее эффективных гербицидов — безопасных для окружающей среды.

Однако самая главная задача — это создание высокоурожайных сортов, устойчивых к болезням (аскохитоз, фузариоз, антракноз и др.). Это единственный путь успешной конкуренции зернобобовых культур на мировом рынке.

Контрольные вопросы и задания

1.В чем особенности формирования главного и боковых побегов, какова их связь с продолжительностью цветения, плодообразования и вегетационного периода у биотипов и сортов зернобобовых культур с недетерминантным, полудетерминантным и детерминантным типами роста? 2. Назовите фазы и периоды роста и развития у зернобобовых культур. 3. Каковы особенности распределения и поступления ассимилятов в плоды у различных видов зернобобовых культур? 4. Какова динамика формирования ассимиляционной поверхности, нарастания биомассы, а также изменения фотосинтетического потенциала и чистой продуктивности фотосинтеза по периодам развития в течение вегетации? 5. Как изменения элементов фотосинтетической деятельности по периодам вегетации влияют на формирование урожая? 6. Каковы особенности дыхания у зернобобовых культур в связи с азотфиксацией и роль дыхания в продукционном процессе? 7. Как особенности видов и условия выращивания зернобобовых влияют на донорно-акцепторные связи и отношение дыхания роста и фотосинтеза? 8. Как влияет водный стресс в различные периоды роста и развития растений на дыхание, фотосинтез, азотфиксацию и урожайность? 9. Какие условия необходимы для эффективного симбиоза и повышения уровня азотфиксации? 10. Назовите источники поступления азота для развития плодов у различных зернобобовых культур. 11. В чем особенность цветения и плодообразования у зернобобовых культур? 12. Какие факторы влияют на число и динамику цветков и плодов на растении? 13. Какую роль в формировании генеративных органов, опадении цветков и завязей играет гормональная система? 14. Как урожайность семян и сбор белка с урожаем биомассы и семян связаны с фотосинтетической деятельностью посева (ценоза) в отдельные периоды развития растений? 15. Каковы возможности улучшения качества продукции в связи с особенностями химического состава зернобобовых культур? 16. Назовите пути реализации потенциальных возможностей зернобобовых культур.

Глава 5
ПОДСОЛНЕЧНИК

Подсолнечник — важнейшая масличная культура России. Из его семян производят основное количество масла, используемого для пищевых и технических целей. После извлечения из семян жира остаются жмых или шрот, содержащие 40—50 % высококачественного белка, который по концентрации незаменимых аминокислот ненамного уступает протеину семян зернобобовых культур. В производственных условиях подсолнечник превосходит другие масличные культуры по урожаю масла с 1 га, а по урожаю белка лишь немного уступает сое.

Особенности физиологии подсолнечника связаны с интенсивным маслообразованием в наливающихся семенах и превращением жира в углеводы в фазы прорастания и всходов, а также со спецификой экологической адаптации растений. Естественный ареал дикорастущих популяций вида *Helianthus annum* L. расположен в сухих знойных прериях Северной Америки. Окультуривание подсолнечника, превращение его в высокопродуктивное масличное растение происходило также в условиях степи европейской территории России. Для этой зоны характерны дефицит влаги и высокие температуры в середине лета во время критического периода онтогенеза подсолнечника. Поэтому в процессе эволюции он приспособился к климату и почвам степной зоны. В этих условиях на его урожайность засухи влияют значительно меньше, чем на продуктивность сои и кукурузы. При повышенной влагообеспеченности стабильность урожаев подсолнечника может быть ниже вследствие его большей восприимчивости к поражению грибными болезнями.

5.1. Рост и развитие растений

В онтогенезе растений качественно меняются их физиологическое состояние и отношение к комплексу факторов внешней среды, в том числе реакция на агротехнические воздействия. Поэтому важно точно определять фазы роста и развития подсолнечника. Разработано несколько фенологических шкал определения таких фаз. В США предложена шкала, подразделяющая вегетацию подсолнечника на вегетативный (V) и репродуктивный (R) периоды. Первый делится на столько подпериодов, сколько листьев об-

разуется на стебле подсолнечника, например, фаза V_{12} отмечается тогда, когда длина 12-го листа превысит 4 см. Период R включает 9 подпериодов от R_1 (начало бутонизации) до R_5 (цветение) и R_9 (физиологическая спелость). По принятой во Франции фенологической шкале описания фаз вегетации подсолнечника делят на 5 периодов: А — всходы, В — вегетативная фаза, Е — стадия бутона, F — цветение, М — формирование и созревание семян. Эта шкала отличается от принятой в США в основном более детальным подразделением периода появления всходов и описанием дополнительных двух фаз — после достижения физиологической спелости до уборочной спелости (M_3 и M_4 — влажность семянок соответственно 15 и 10%). Для моделирования хода онтогенеза подсолнечника при компьютеризации технологий его возделывания удобнее использовать шкалы не с буквенными обозначениями периодов вегетации, а двухцифровые коды описания динамики развития растений. Например, шкала ФАО характеризует такими кодами онтогенез подсолнечника от фазы развернутых семядолей всходов до физиологической спелости семян, подразделяя вегетацию на 5 периодов и разное число подпериодов, как это принято во французской шкале. При компьютерном моделировании онтогенеза подсолнечника используют также десятичные кодовые системы.

Агроному при возделывании подсолнечника надо знать фенологические шкалы описания развития растений по изменению внешних признаков, особенно при использовании препаратов, ввозимых из разных стран. Однако такие шкалы недостаточны для понимания всех качественных изменений, происходящих в онтогенезе растений. Например, вследствие наследственных различий растений по числу листьев на стебле нельзя судить о фазах развития соцветия по появлению очередных листьев. Для оценки изменений морфофизиологических процессов используются шкалы, описывающие развитие апикальной меристемы стебля, изменения физиологических процессов в семенах в периоды их роста, налива и созревания.

Еще в период развития и роста семени подсолнечника на материнском растении в зародыше образуется апикальный участок меристемы — конус нарастания побега. На нем закладываются листовые валики, в результате чего до созревания семени в нем формируется зародышевая почечка. После прорастания семени возобновляются органогенез верхушечной меристемы и рост зародышевых органов. Между этими периодами *первого этапа* органогенеза семена находятся в состоянии вначале глубокого, а затем вынужденного покоя.

Отношение зародыша к условиям внешней среды в течение первого этапа органогенеза резко меняется. Для этого этапа характерны зависимость процессов формирования зародыша от притока пластических веществ из материнского растения, а также повы-

шенная чувствительность к стрессорам. Во время покоя ведущим фактором сохранения жизнеспособности семян является содержание воды в семянках не более 7 %, желательны также пониженные температуры и низкое содержание кислорода в газовой среде. Для продолжения процессов органогенеза после высева семян им снова требуются повышение оводненности до 40—50 % и температура выше 5 °С. Для превращения жира в сахар прорастающим семенам необходим кислород, содержание которого в почвенном воздухе должно быть более 1 %.

В течение *второго этапа* органогенеза на апикальной меристеме закладываются листовые валики — зачатки остальных листьев—и дифференцируются междоузлия стебля. Размеры конуса нарастания и зачатки очередных листьев при этом последовательно увеличиваются. Особенностью масличного подсолнечника является то, что формирование зачатков листьев не сопровождается образованием меристематических бугорков в их пазухах, поэтому не дифференцируются пазушные почки, не ветвится стебель, на растении формируется лишь одно соцветие. Длительность второго этапа органогенеза и число заложившихся зачатков листьев тем больше, чем продолжительней вегетационный период сорта или гибрида. У среднеспелых сортов второй этап органогенеза заканчивается на 20—23-й день после фазы всходов при высоте растений 6—16 см, 6—8 сформировавшихся и 21—24 зачаточных листьях.

На *третьем этапе* происходит переход от вегетативного органогенеза к генеративному. Ускоряется увеличение объема и поверхности конуса нарастания побега, он становится куполообразным, затем на верхушке купола появляется вмятина, увеличение которой приводит к уплощению конуса, его диаметр увеличивается с 1 до 2—3 мм, начинается сегментация поверхности диска. *Четвертый этап* органогенеза у подсолнечника протекает быстро потому, что его соцветие не ветвится. Ускоренно растущие в это время листочки обертки к концу этапа почти полностью прикрывают зачаточную корзинку, а на поверхности цветоложа закладываются зачатки прицветников.

Дифференциация цветковых бугорков, расчленение их на тычиночные и пестичные, закладка валиков околоцветника происходят на *пятом этапе* органогенеза за 8—10 сут, распространяясь от периферии корзинки к ее центру. Одновременно ускоряется рост корзинки, и через 5 сут после начала дифференциации, когда диаметр корзинки достигает 4—5 мм, она раздвигает розетку формирующихся листьев на верхушке побега настолько, что становятся видны кончики всех еще не разросшихся листьев. К этому моменту дифференцировано 8—10 кругов цветковых бугорков, или от 30 до 50 % поверхности цветоложа. К фазе бутонизации диаметр цветоложа достигает 12—14 мм, розетка листьев полностью раздвигается и корзинка становится видимой. Рост вегетативных

органов во время пятого этапа усиливается еще больше, чем рост корзинки. От степени удовлетворения потребности растений в этот период зависит число цветков в соцветии.

Формирование пыльников и пестика, сопровождающееся интенсификацией роста цветоложа, микро- и макроспорогенез протекают на *шестом этапе* органогенеза. Первые тетрады пыльцы образуются на 26—28-е сутки от начала дифференциации корзинки. Затем на *седьмом этапе* микроспоры превращаются в пыльцевые зерна, а макроспоры — в зародышевые мешки. За время *восьмого этапа* созревают пыльцевые зерна и зародышевые мешки, органы цветка приобретают типичные признаки.

Одновременно с формированием соцветия и цветков наблюдается рост вегетативных органов побега из зачатков, образовавшихся на втором этапе органогенеза. Рост зачаточного листа вначале происходит преимущественно за счет деления клеток, а когда лист достигает 2/3 своего окончательного размера, деление клеток в нем прекращается. С этого времени содержание эндогенного гиббереллина в растущем листе снижается. Общая площадь листьев растения начинает быстро нарастать со времени дифференциации корзинки и усиливается одновременно с ускорением роста соцветия. Вызвано это как увеличением числа одновременно растущих листьев, так и тем положением, что чем выше расположен зачаток листа, тем больше его исходный размер. В обычных условиях закончившие рост листья тем крупнее, чем выше на стебле подсолнечника они располагаются, за исключением 5—6 верхних листьев, рост которых подавлен формирующимся соцветием. В фазе цветения растений рост листьев прекращается, к этому времени общая листовая поверхность достигает максимальной величины, а затем уменьшается вследствие отмирания листьев.

Интенсивность роста стебля подсолнечника возрастает в 15 раз после начала дифференциации верхушечной меристемы. Заложенные на втором этапе органогенеза зачатки междоузлий удлиняются как за счет деления клеток, так и вследствие их растяжения в одной зоне роста. Эта зона распространяется в виде волны от основания междоузлия к его верхней части и последовательно переходит в очередные выше расположенные узлы и междоузлия стебля. Длина закончивших рост клеток стебля обычно в 10 и более раз превосходит длину эмбриональных клеток зачатков междоузлий.

Рост большинства междоузлий стимулируют гормоны, поступающие в них из растущих листьев. Воздействие листьев определяет и анатомическую структуру стебля: его сосудисто-проводящая система формируется как продолжение проводящих пучков листьев. С начала периода гаметогенеза (6-й и 7-й этапы органогенеза) качественно меняется гормональная регуляция роста стебля: на растущие в это время 5—6 верхних междоузлий сильно влияют гормональные вещества, образующиеся в соцветии.

Вследствие этого верхние междоузлия оказываются более длинными, причем размеры их увеличиваются по мере приближения к корзинке. В момент зацветания первого круга трубчатых цветков в корзинке снова меняется гормональное воздействие соцветия на стебель — резко прекращаются рост междоузлий и следящее за солнцем движение верхушки побега. При этом фиксируется утреннее положение корзинок, и они до конца вегетации остаются обращенными лицевой стороной к восходу солнца.

Главный стержневой корень растения подсолнечника образуется из зародышевого корешка семени. При отсутствии препятствий он растет строго вертикально вниз, достигая уже в фазе всходов 4—8 см, а в начале третьего этапа органогенеза — 50—60 см. С этого времени приросты главного корня в длину возрастают с 1,5 до 3—5 см в сутки. С фазы полного цветения рост корней замедляется и приостанавливается во время созревания, когда глубина их может достигать 3 м и более. Корни подсолнечника не растут в почве с влажностью ниже коэффициента завядания, в плотных ее слоях при объемной массе 1,7—1,9 г/см^3, в оглеенных горизонтах.

Зона роста корешков подсолнечника значительно короче, чем в конусе нарастания стебля. Меристематическая часть этой зоны всего около 1 мм. К зоне роста примыкает всасывающая зона корня, клетки наружной части которой (эпиблемы) образуют корневые волоски, поглощающие из почвы воду и минеральные соли.

В отличие от стебля масличного подсолнечника его корни многократно ветвятся. Уже к фазе всходов на главном корне проростка имеется до 10 боковых корешков. Наибольшее число ответвлений первого порядка расположено на главном корне до глубины 20—25 см. Все они растут вначале почти параллельно поверхности почвы, заглубляясь в нее под небольшим углом. При этом они образуют разветвления высших порядков, создавая густую сеть тонких корней, особенно в слое почвы 5—30 см. Наиболее крупные из корней первого порядка на расстоянии 10—40 см от главного корня переходят от плагиотропного роста к ортотропному и растут вертикально вниз, параллельно главному корню, проникая в почву на глубину до 80 см.

Цветение, оплодотворение и образование зигот — *девятый этап* органогенеза — у трубчатых цветков разных зон корзинки происходят неодновременно, в той же последовательности, как на пятом этапе. В каждой из 8—10 зон с вечера до утра усиливается рост бутонов, в 4—6 ч утра за счет увеличения в 1,5—2 раза за 1—2 ч тычиночных нитей выдвигаются лопнувшие пыльники, раскрывая при этом венчики. С этого времени начинается рост столбика пестика, и ко второму дню он увеличивается в три раза. В результате рыльце выходит из пыльцевой трубки, лопасти его расходятся. К этому моменту зрелости достигает зародышевый мешок. Попавшая на рыльце пыльца прорастает через 5—15 мин, через 30—75 мин пыльцевая трубка изливает свое содержимое в за-

родышевый мешок, через 5—6 ч яйцеклетка имеет уже два ядрышка, т. е. она становится оплодотворенной зиготой.

Десятый этап органогенеза — развитие и рост семян — является критическим для формирования урожая. В течение 16—18 дней после оплодотворения в семени происходит особо чувствительный к стрессорам процесс деления клеток запасающей жир ткани — мезофилла семядолей, предопределяется уровень маслообразования. При недостатке влаги или других факторов роста на десятом этапе угнетается эмбриональный рост семян всех зон корзинки, а отставшие в развитии зародыши семянок в ее центре абортируются на 3—4-й день после оплодотворения. Процессы формирования семян стимулируют разрастание цветоложа корзинки, но подавляют, а затем и прекращают рост листьев и корней, а рост стебля прекращается с зацветанием корзинки.

Интенсивный биосинтез запасного жира, белка и фитина в семенах на *одиннадцатом этапе* обеспечивается фотосинтезом преимущественно 6, 7 и 8-го листьев (от корзинки) и оттоком азота и фосфора из вегетативных органов. По сравнению с эмбриональным ростом семян эти процессы более устойчивы к дефициту влаги, но могут нарушаться при поражении растений болезнями. Завершается одиннадцатый этап достижением физиологической спелости семян, прекращением накопления в них запасных веществ.

Двенадцатый этап органогенеза — переход от физиологической к технической спелости — определяется в первую очередь снижением влажности семянок с 38—40 до 10—12 % и цветоложа с 80—85 до 12—20 %. Продолжительность этого этапа в значительной мере зависит от влажности и температуры воздуха, а также выпадения осадков. Ее можно сократить с помощью десикации. Семена на двенадцатом этапе находятся в состоянии глубокого покоя. При уборке масличного подсолнечника плодовые оболочки (околоплодники) не обнаруживаются, поэтому хозяйственный урожай состоит из односемянных плодов-семянок. В агрономической литературе семянки подсолнечника часто называют семенами, околоплодники — лузгой, а семена — ядрами семянок. Семянка подсолнечника состоит из околоплодника, внутреннюю полость которого на 70—90 % занимает семя, состоящее из зародыша, покрытого тонкой семенной оболочкой с остатками эндосперма. Основной запасающей жир тканью является мезофилл семядолей зародыша, состоящий из палисадной ткани и губчатой паренхимы.

5.2. Водный режим

Среди многих видов растений подсолнечник выделяется способностью к очень высокой интенсивности транспирации. За вегетационный период одно растение расходует до 200 кг воды, а полевому посеву в летнее время нормы полива 1000 $м^3$/га хватает

менее чем на 2 нед. Во многих вегетационных опытах ТК подсолнечника варьировал от 290 до 705, тогда как у кукурузы — от 174 до 406, т. е. в сравнимых условиях был почти вдвое выше, чем у кукурузы.

Интенсивную транспирацию и пониженную ее эффективность обычно считают показателями плохой приспособленности культуры к засушливому климату. Однако подсолнечник относится к числу засухоустойчивых культур, его успешно выращивают при такой низкой влагообеспеченности, при которой неэффективно возделывание кукурузы. В то же время особенности водного режима в значительной мере определяют продуктивность подсолнечника. Поэтому важно знать специфику его водопотребления для обоснования принципов и способов повышения эффективности использования ограниченных ресурсов влаги посевами.

Подсолнечник отличается увеличенной общей площадью устьичных отверстий, равной 3,13 % площади листа, что в 6 раз больше, чем у пшеницы и фасоли. Больше устьиц с нижней стороны листа, но скорость транспирации через устьица его верхней стороны уступает испарению с нижней стороны лишь на 20—30 %. Хотя подсолнечник засухоустойчив, у него практически отсутствует устьичное регулирование транспирации: устьица его листьев остаются открытыми даже при значительных водных дефицитах и закрываются только на ночь. Поэтому значительная вариация интенсивности транспирации у подсолнечника обусловлена изменениями не устьичного сопротивления диффузии водяных паров, а условий окружающей среды.

Интенсивность транспирации подсолнечника чаще варьирует от 0,5 до 4 г/дм^2 листа за 1 ч, но может возрастать и до 16 г/(дм^2 • ч). Она усиливается с повышением температуры листа, в первую очередь за счет поглощения солнечной радиации, при увеличении дефицита влажности и температуры воздуха, а также скорости ветра. Транспирация ограничивается доступностью почвенной влаги. Общее потребление воды растением возрастает с увеличением площади листьев, поэтому зависит от условий минерального, особенно азотного, питания и от фазы развития растения.

В летнее время при достаточной влагообеспеченности растений на транспирацию в течение 1—2 ч расходуется столько воды, сколько ее содержится в листьях. Поэтому для поддержания водного баланса без сильного дефицита необходимо интенсивное поглощение почвенной влаги корневыми системами.

Активное поглощение воды корнями подсолнечника прекращается, когда сосущая сила почвы превысит 0,6 атм вследствие снижения ее влажности. Остающееся количество доступной влаги составляет еще около 45 % НВ.

Даже при оптимальной влажности почвы скорость расходования воды на транспирацию растений подсолнечника в дневные часы летом на порядок превышает скорость активного поглоще-

ния воды их корневыми системами. В этих условиях возрастает роль пассивного поглощения воды корнями, скорость которого в течение суток существенно меняется, следуя за изменениями интенсивности транспирации. Она колеблется от минимальных величин ночью при закрытых устьицах и низкой испаряемости воды до наибольшей интенсивности в середине дня, когда температура воздуха максимальна, а его относительная влажность минимальна. В утренние часы скорость транспирации значительно выше, чем в вечерние, несмотря на одинаковые условия испарения с открытой водной поверхности за эти периоды суток. Характер зависимостей интенсивности транспирации листьев подсолнечника в утренние и вечерние часы зависит от скорости испарения воды в разные по погодным условиям дни.

Пассивное поглощение воды корнями продолжается и после наступления ночи, пока в тканях подсолнечника сохраняется водный дефицит. По мере его уменьшения снижается пассивное и возрастает доля активного поглощения воды из почвы, к утру ткани растений насыщаются водой. Этого не происходит, если вода удерживается почвой с силой более $0{,}6 \cdot 10^5$ Па и она малоподвижна. В этом случае к утру сохраняется остаточный водный дефицит, поэтому и в начале дня зависимость транспирации от испаряемости криволинейная. Однако и в таких обычных для подсолнечника условиях суточный ритм изменения оводненности тканей сохраняется. Этот ритм имеет большое значение для формирования урожая в условиях недостаточной влагообеспеченности.

При снижении водного потенциала листьев подсолнечника в дневные часы до —$10 \cdot 10^5$ Па и ниже рост надземных органов растений угнетается. Даже при оптимальном содержании воды в почве водный потенциал листьев обычно опускается в середине дня приблизительно до — $6 \cdot 10^5$ Па. Такой уровень оводненности тканей недостаточен для их роста. Рост листьев подсолнечника резко замедляется при водном потенциале клеток —3 атм и прекращается при — 4 • 10Р Па (Boyer). Сопротивление движению воды к растущим клеткам выше, чем к закончившим рост клеткам мезофилла листа. По этой причине водный потенциал растущих клеток не может подниматься выше —$1{,}5 \cdot 10^5$ Па. В результате ростовые процессы ограничены узким диапазоном изменений водного потенциала от —1,5 до —$4 \cdot 10^5$ Па, поэтому они происходят в основном в ночные часы суток и ранним утром. Вследствие значительно большего сопротивления движению воды на пути к растущим тканям, чем к транспирирующим листьям, снижение влагообеспеченности растений сильнее подавляет ростовые процессы, чем транспирацию.

Ограничение из-за водного дефицита роста вегетативных органов побегов подсолнечника до фазы цветения имеет большое значение для адаптации растений к перенесению засухи в последую-

щие периоды онтогенеза. Скорость их роста в высоту значительно снижается уже при использовании 50 % доступной воды и прекращается при поглощении 25 % влагозапасов почвы. В целом рост вегетативных органов побега начинает подавляться при влажности почвы 60 % НВ; поддержание этого уровня наиболее эффективно при орошении подсолнечника.

К фазе цветения транспирирующая поверхность растений подсолнечника достигает максимума. К этому времени в почве обычно остается труднодоступная вода. Эти обстоятельства сильно затрудняют обеспечение такой оводненности растущих зародышей семян, при которой водный потенциал клеток поднимался бы выше уровня — $4 \cdot 10^5$ Па. Это особенно важно, так как от объема сформировавшейся в это время в семядолях запасающей жир ткани зависит уровень маслообразования во время последующего периода налива семян. Поэтому период эмбрионального роста зародышей семян является в онтогенезе подсолнечника критическим для урожая семян и масла.

В условиях дефицита влаги эмбриональный рост обеспечивается ускоренным отмиранием нижних листьев, расходованием за этот период запаса влаги, накопленного в клетках сердцевинной паренхимы стебля. Однако основным источником воды и в это время является поглощение корнями труднодоступной влаги из почвы. Из-за медленного передвижения таких фракций влаги в почве корневые системы могут поглощать минимально необходимое количество воды только в том случае, если они охватывают большие объемы почвы. Поэтому устойчивость подсолнечника к засухе в значительной степени обусловлена способностью его корней проникать в почву на глубину 2—3 м. Для этого важно принимать меры, обеспечивающие накопление запасов влаги до такой глубины. Не меньшее значение для засухоустойчивости имеет способность тканей подсолнечника использовать для продолжения процессов роста короткие отрезки времени в течение суток, когда это позволяет повышающаяся оводненность клеток. Например, остановившийся из-за почвенной засухи рост стебля подсолнечника возобновляется уже через полчаса после полива (Шевелуха). Большое значение для засухоустойчивости подсолнечника имеет также его способность эффективно адаптировать вегетативные органы к условиям недостаточной влагообеспеченности.

Физиологические процессы, протекающие в растениях подсолнечника после окончания роста семян, в период их налива, значительно более устойчивы к дефициту влаги. Поэтому только в редких случаях засуха приводит к нарушению налива семян. Например, на интенсивность фотосинтеза не влияет снижение водного потенциала листьев до — $8 \cdot 10^5$ Па (Boyer), тогда как расходы воды на транспирацию при этом уменьшаются в несколько раз, что повышает эффективность использования воды растениями, снижает транспирационные коэффициенты. Урожайность

посевов подсолнечника не уменьшается, если их влагообеспеченность снижается до 70 % полной потребности, при этом эффективность использования доступной для транспирации воды значительно повышается.

5.3. Фотосинтетическая деятельность

Подсолнечник выделяется среди C_3-видов высокой активностью ключевого фермента фотосинтеза рибулозобифосфат-карбоксилазы. В сочетании с высокой концентрацией CO_2 в межклетниках это обеспечивает быструю диффузию CO_2 к хлоропластам. Однако РБФК участвует и в фотодыхании, причем разница между подсолнечником и C_4-видами по скорости фотосинтеза обусловлена только фотодыханием и равна его интенсивности. Величина углекислотного компенсационного пункта у разных генотипов подсолнечника варьирует от 0,0029 до 0,0052 % CO_2, но генотипическая корреляция между уровнями фотодыхания и фотосинтеза оказалась очень тесной, поэтому селекция на снижение фотодыхания бесперспективна.

Снижение водного потенциала листьев подсолнечника от —2 до — 6 атм не влияет на фотосинтез, сильное подавление которого наблюдается только в диапазоне от —8 до $—18 \cdot 10^5$ Па, ростовые же процессы начинают угнетаться при значительно меньшем обезвоживании (около —2 атм). Поэтому в полевых посевах в обычном для растений подсолнечника диапазоне водных потенциалов от —4 до $—10 \cdot 10^5$ Па и ниже продукционный процесс лимитируется не уровнем фотосинтеза листьев, а способностью растений потреблять ассимиляты на формирование урожая. В результате этого по мере ухудшения влагообеспеченности подсолнечника концентрация сахаров в листьях и других органах возрастает.

В отличие от показателей текущего фотосинтеза интенсивность поглощения CO_2 листьями за длительные периоды больше зависит от скорости оттока ассимилятов, которая в свою очередь определяется потребностями растущих и запасающих органов. При сравнении разных видов растений выявлена тесная положительная корреляция ($r = 0{,}967$) между скоростью оттока ассимилятов за 6ч и интенсивностью фотосинтеза, причем у подсолнечника, как и у C_4-видов, оттекало свыше 70 % ^{14}C, а у остальных C_3-видов — только 45—50 % (Hofstra Nelson). До цветения активным акцептором ассимилятов служит стебель, а в последующем — соцветие. Его удаление на 21 % снижало фотосинтез за счет повышения мезофилльного сопротивления, уменьшало фотодыхание, но усиливало темновое дыхание, увеличивало удельную поверхностную плотность листьев. В обычных условиях у подсолнечника формируется большая площадь листьев, чем требуется для налива семянок. Поэтому количество поступающих в семена углеводов не ог-

раничивает интенсивность биосинтеза жира. Средовые и наследственные различия по уровню маслообразования определяются не количеством ассимилятов, а способностью семян использовать их в процессе биосинтеза масла. Чем меньше эта способность, тем больше избыточных углеводов накапливается в цветоложе, семенах и верхних листьях.

Если в краткосрочных опытах удвоение содержания CO_2 в воздухе сильно ускоряло фотосинтез, то за 12 нед выращивания подсолнечника при таком же содержании CO_2 ее ассимиляция повысилась в среднем лишь на 7 %. Из этого следует, что в течение длительных периодов фотосинтез и накопление биомассы больше зависят от обеспеченности растений водой, азотом и других факторов, чем от концентрации CO_2. Конкуренция же за азот, воду и другие ресурсы в оптимальных по густоте посевах подсолнечника настолько сильная, что фенотипически реализуется лишь небольшая доля потенциала продуктивности растений. Особенно важно снизить отрицательное влияние конкуренции за эти ресурсы на эмбриональный рост семян, что повысит интенсивность как маслообразования, так и фотосинтеза в период налива семян.

5.4. Особенности дыхания тканей и органов подсолнечника

Процессы деления и роста клеток органов растения, поглощения, передвижения и превращения веществ, поддержания структур цитоплазмы требуют непрерывных затрат больших количеств энергии, поставляемой дыханием. Оно является также источником промежуточных продуктов, служащих исходным материалом для разнообразных синтетических реакций.

Интенсивность дыхания органов растения подсолнечника может изменяться в десятки и даже сотни раз из-за варьирования условий внешней среды, уменьшения доли активных белков в тканях, качественных изменений происходящих в них процессов.

Дыхание корней начинает подавляться при снижении содержания кислорода в почвенном воздухе до 5 % и менее. При достаточной доступности кислорода дыхание тем интенсивней, чем выше температура воздуха. Например, в одном из опытов темновое дыхание листьев молодых растений подсолнечника при повышении температуры с 10 до 40 °С возрастало с 1 до 10 мг CO_2/(г сухой массы • ч). Значительное влияние на дыхание оказывает также оводненность тканей растения (Pisek, Winkler).

Качественные изменения физиологических процессов в онтогенезе подсолнечника приводят к резким изменениям дыхания тканей и органов растений. Наиболее интенсивно дышат растущие органы и зоны их роста, а семена еще и в период их налива и прорастания. После окончания роста органов растения относи-

тельное содержание белка в тканях снижается в 3—4 раза. Уменьшается также и активность белков цитоплазмы вследствие деструкции митохондрий и других структур. В итоге интенсивность дыхания тканей в онтогенезе подсолнечника снижается, и у 80-дневных растений она в 8—10 раз ниже, чем у 20-дневных. Однако это не означает снижения роли дыхания в выполнении функций органов. Например, создание вокруг 5-сантиметровых участков стебля подсолнечника газовой среды из азота без кислорода приводит к полной остановке передвижения ассимилятов уже через 15—20 мин (Fensom et al.).

В период роста органов растения интенсивность их дыхания снижается только в расчете на 1 г биомассы, а в расчете на орган дыхание даже усиливается. Например, интенсивность дыхания семян подсолнечника во время их эмбрионального роста резко снижается до начала периода налива, т. е. до 18-го дня после опыления рыльца. Однако в расчете на одно семя дыхание усиливается до той же даты вследствие увеличения числа клеток, количества белков цитоплазмы. Количество же белка митохондрий в расчете не только на 1 семя, но и на 1 г сырой массы продолжает возрастать до 20—22-го дня (Прокофьев, Родионова).

В период налива дыхание семян изменяется не только количественно, но и качественно. В связи с начавшимся накоплением масла и других запасных веществ наблюдавшаяся в период роста биосинтетическая направленность деятельности митохондрий дополняется усилением процесса фосфорилирования. В период интенсивного жирообразования темпы ослабления дыхания замедляются. Изменяется дыхание и качественно: вдвое возрастает величина дыхательного коэффициента (CO_2/O_2 = 2 и выше). Если дыхание семян во время налива было бы связано только с биосинтезом жира, то дыхательный коэффициент превышал бы 4,6. Следовательно, и в период налива дыхание семян подсолнечника в значительной степени обеспечивает и другие функции клеток.

После завершения накопления запасных веществ во время созревания семян их влажность снижается, они переходят в состояние покоя. Уже 40-дневные семена дышат в 200 раз менее интенсивно, чем 10-дневные (Фенелонова). После снижения влажности семянок до 7 % дыхание уменьшается еще больше, достигая 3—5 мг CO_2 / (кг · сут). Часть этой углекислоты выделяется микрофлорой, поэтому интенсивность дыхания самих семян еще ниже.

В период высокой метаболической активности тканей подсолнечника на дыхание расходуется от 20 до 40 % продуктов фотосинтеза. В основном это необходимые затраты для осуществления процессов формирования урожая. Однако интенсивное дыхание семян в периоды их уборки, послеуборочной обработки и хранения не только непродуктивно, но и снижает всхожесть семян, ка-

чество масла и белка. Поэтому в эти периоды обязательно принятие мер, обеспечивающих минимальную интенсивность дыхания семян. При этом используют три фактора: сниженную влажность семян, низкую температуру воздуха и хранение семян в газовой среде с содержанием кислорода менее 2 %.

Семена обладают ничтожной интенсивностью дыхания, если содержание в них воды опускается ниже «критической» влажности. При этом в клетках содержится только связанная вода и нет свободной воды для осуществления биохимических реакций. Для зерна хлебных злаков критической является влажность 14 %, как и для нежировых фракций семянок подсолнечника. Однако при 50% -ном содержании масла в семянках их дыхание резко снижается только при влажности 7 %, так как жир гидрофобен и вся влага сосредоточена лишь в нежировой, гидрофильной части семянки.

Если сразу после уборки влажность семянок не снижена до 7 %, их кратковременное хранение возможно при повышенной влажности (8—10 %), но дыхание таких семянок должно быть подавлено снижением температуры воздуха до 0 °С. Семянки с влажностью до 16 % могут храниться в бескислородной среде до 5 мес. При длительном хранении сухих семянок в атмосфере азота подавляется не только дыхание семян, но и развитие микрофлоры.

Подсолнечник характеризуется повышенной потребностью в кислороде во время прорастания семян. Минимальная концентрация кислорода для начала прорастания в 100 раз выше для семянок подсолнечника, чем для зерновок пшеницы, семян кукурузы и других злаков. Недостаточная аэрация почвы может лимитировать дыхание прорастающих семян подсолнечника. Интенсивность их дыхания возрастает по мере повышения концентрации кислорода в почвенном воздухе вплоть до уровня его содержания в атмосфере. Объясняется это тем, что только в самом начале прорастания семян подсолнечника субстратом дыхания является сахар, которого в семенах не более 1 %. После повышения влажности семядолей до 57 % в сферосомах их клеток начинается интенсивный гидролиз запасного жира. При этом свободные жирные кислоты не накапливаются, так как они быстро подвергаются (3-окислению в глиоксисомах. Образующийся ацетил- КоА частично используется на дыхание, а основная его часть включается в глиоксилатный цикл, где превращается в сахара. Эти процессы требуют интенсивного поглощения кислорода при небольшом выделении углекислоты. Поэтому в период интенсивного синтеза сахара в прорастающих семенах величина их дыхательного коэффициента может снижаться до 0,3.

После появления всходов и расходования запасов жира семядолей в процессе их позеленения глиоксисомы превращаются в пероксисомы. При этом величина дыхательного коэффициента при-

ближается к 1, но интенсивность дыхания остается высокой в связи с быстрым ростом побегов и корней проростков.

Дефицит кислорода в почвенном воздухе, особенно при повышенных температурах, отрицательно влияет и на дыхание корней подсолнечника. В тканях растения накапливаются продукты анаэробного дыхания, возрастает содержание этилового спирта и этилена. Это индуцирует образование придаточных корней на основании стебля и аэренхимы в корнях. Рост корней подавляется и при повышении содержания CO_2 в почвенном воздухе выше 1,5 % (Блэк). Интенсивность и суточный ритм дыхания корней зависят также от поступления ассимилятов из побега.

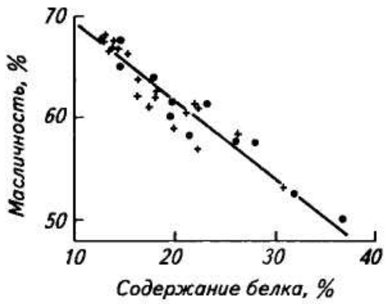
Интенсивность темнового дыхания листьев подсолнечника при температуре от 20 до 25 °С варьирует обычно от 1,6 до 2,6 мг CO_2/(дм^2-ч), а световое дыхание может превышать темновое в 3—4 раза или в меньшей степени. Различия в соотношении их интенсивностей объясняются разной реакцией этих двух видов дыхания на изменения условий среды. Например, при снижении водного потенциала листьев подсолнечника с —4 до —19 атм световое дыхание снизилось в 5 раз, а темновое — в 1,25 раза. При повышении же температуры воздуха с 30 до 40 °С световое дыхание возрастало на 8 %, а темновое — на 57 % (Hew et al.).

Световое дыхание снижает интенсивность накопления углеводов в процессе фотосинтеза. Однако оно является важнейшим путем усвоения азота и синтеза аминокислот, необходимо для обеспечения клеток энергией на свету для транспорта ассимилятов. Попытка селекционеров сократить световое дыхание подсолнечника окончилась неудачей, так как привела к снижению интенсивности фотосинтеза. Генотипы подсолнечника с повышенным темновым дыханием листьев отличаются и наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза (Lloyd, Canvin).

5.5. Минеральное питание

Условия минерального питания растений подсолнечника по-разному влияют на масличность семян и общее количество масла. На масличность семян наибольшее влияние оказывает азотное питание растений, изменяющее соотношение между содержанием основных запасных веществ семян подсолнечника — жира и белка. В обычных условиях количество азота, поступившего в надземные органы подсолнечника, пропорционально содержанию его доступных соединений в почве, и около 50 % накопленного в побегах азота реутилизируется в семена до окончания их налива. Поэтому чем больше доступного азота в почве, тем выше содержание белка в семенах. Вследствие этого с увеличением дозы азота, как правило, повышается белковость и соответственно снижается масличность семян (рис. 54), т. е. эти показатели коррелируют отрицательно.

Рис. 54. Зависимость масличности от содержания белка в семенах растений высокомасличного (+ — ВНИИМК 8931) и низкомасличного (• — Круглик А 41) сортов подсолнечника (Дьяков)



Именно на основе подобной зависимости возникла теория антагонизма между процессами биосинтеза жира и белка, согласно которой усиление азотного питания растений должно приводить к подавлению биосинтеза жира в их семенах. Однако опытами доказано, что усиление синтеза белка в семенах подсолнечника не ингибирует маслообразование в них (рис. 55). При определенных условиях увеличение количества белка в семенах приводит к биосинтезу большего количества масла. Оказалось, что азот, поступивший в семена в период их эмбрионального роста, используется на образование структурных белков протоплазмы, усиливает рост запасающей жир ткани — мезофилла семядолей зародышей семян. Чем больше этой ткани образуется за период эмбрионального роста семян подсолнечника, тем больше масла синтезируется в них в период налива.

Азот неодинаково влияет на накопление масла и белка в семенах подсолнечника, что выявлено в опытах, в которых азотную подкормку вносили на разных этапах онтогенеза растений. При

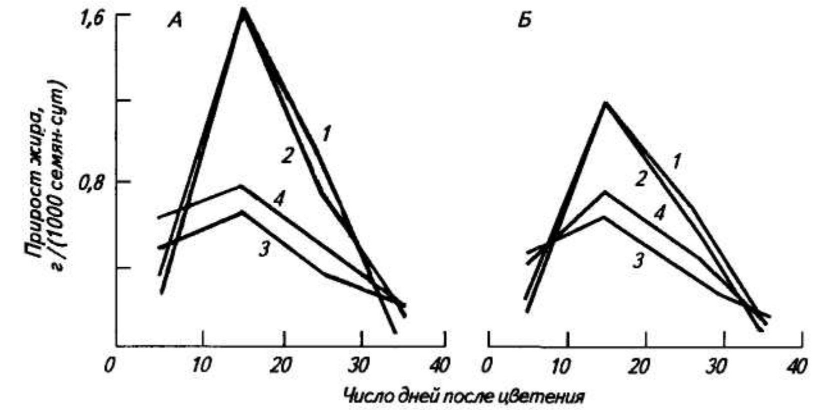


Рис. 55. Влияние поздней азотной подкормки на среднесуточные приросты жира (1, *2)* и нежировых веществ *(3* и *4)* в семенах подсолнечника сортов ВНИИМК 8931 *(А)* и Круглик А 41 *(Б):*

1 и *3*— контроль; *2*и *4* — 90кг/га азота в период налив семян

внесении в вегетационные сосуды подкормки в количестве 75 % от оптимальной дозы азота в разное время (от фазы 8 листьев до начала налива семян) урожаи протеина были практически одинаковые и более высокие, чем в контрольном варианте, получившем 25 % дозы азота (рис. 56). Урожаи жира существенно не изменяются при внесении подкормки к периодам интенсивного роста листьев и формирования цветков в корзинках или после завершения этих процессов — к фазе цветения. Однако при внесении подкормки к концу роста семян и началу их налива урожай масла по сравнению с контрольным вариантом не увеличивается. Следовательно, период роста семян, формирования запасающей жир ткани является критическим в онтогенезе растений подсолнечника в отношении не только влагообеспеченности, но и уровня азотного питания. Для обеспечения маслообразования в таком количестве семян, которое формируют растения при оптимальной дозе азота, достаточно фотосинтетической деятельности такой площади листьев, которая образуется при уровне азотного питания в 4 раза меньше оптимального. Азот, поступивший в семена после окончания их роста, используется на синтез запасных белков, которые не влияют на биосинтез жира, но снижают масличность семян вследствие изменения соотношения между количествами жира и белка. Поэтому подсолнечник может эффективно использовать лишь то количество азота, которое растения поглощают ко времени эмбрионального роста семян. Заблаговременно поглощенный азот накапливается в основном в листьях, меньше—в стебле. От того, как быстро он оттекает в формирующиеся семена с фазы цветения, зависит эффективность его использования. Чем больше его используется на синтез структурных белков семян, тем больше жира синтезируется в расчете на 1 г суммарного белка семян, тем выше их масличность. Эти показатели служат мерой эффективности использования азота на создание урожая семян и масла.

Накопление азота в надземных органах и в урожае семян подсолнечника возрастает линейно как при повышении содержания доступного азота в почве, так и при увеличении объема почвы, освоенной корневой системой растения (рис. 57). При этом около

50 % азота надземных органов к концу налива поступает в семена. С усилением накопления в растениях азота его содержание в семе-

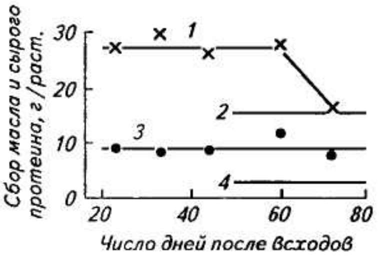


Рис. 56. Зависимость сбора масла (1) и сырого протеина (3) семян подсолнечника от времени внесения (число дней после всходов) азотной подкормки. Уровни контрольного варианта: *2* — сбор масла; *4*— сбор протеина

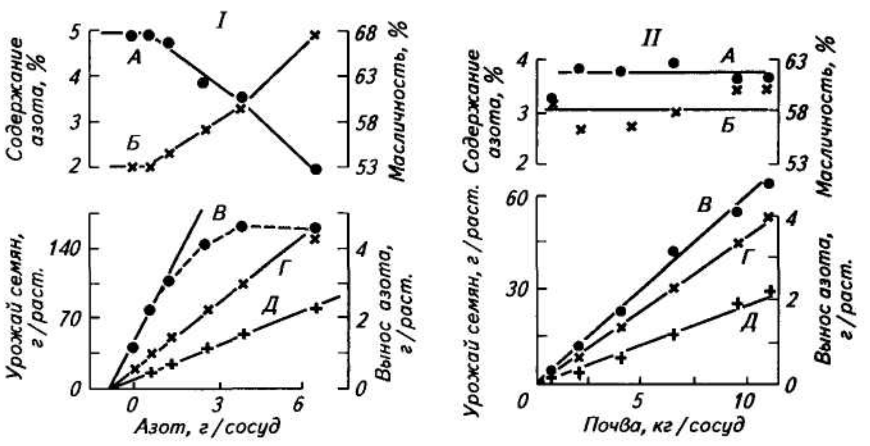


Рис. 57. Влияние дозы внесенного в почву азота (I) и количества почвы в сосудах (II) на масличность семян *(А)* подсолнечника, процентное содержание в них азота *(Б),* урожай семян *(В),* вынос азота надземными органами *(Г)* и с урожаем семян *(Д)*

нах, а значит и их белковость повышаются, только когда урожай семян возрастает меньше, чем увеличивается поглощение азота. Это обусловливает соответствующее снижение масличности семян. Если же обеспеченность растений остальными факторами роста (вода, P, K и др.) не лимитирует использование дополнительного азота, то ни белковость, ни масличность семян не меняются.

Однако усиление азотного питания подсолнечника обычно стимулирует рост листьев и угнетает рост корней, что может ухудшить влагообеспеченность растений к критическому периоду. В таком случае водный дефицит подавляет эмбриональный рост семян, снижая эффективность использования азота и масличность семян.

Фосфор не только является структурным компонентом нуклеиновых кислот и фосфолипидов, но и непосредственно участвует в трансформации энергии в клетках и биосинтезе жира в семенах. Усиливая рост корневой системы подсолнечника, он способствует поддержанию благоприятного водного баланса растений. При дефиците фосфора уменьшаются размеры зачаточной корзинки подсолнечника, угнетается деление клеток во всех интенсивно растущих тканях. Поэтому как при улучшении водного режима растений, так и при устранении дефицита фосфора путем внесения удобрений эффективнее используется азот, повышаются масличность семян подсолнечника и урожай масла.

Подсолнечник выделяется среди многих видов растений интенсивным потреблением калия, поглощая его (в расчете на K_2O)

даже больше, чем азота. Например, в сухой биомассе растений подсолнечника калия содержится в 2,35 раз больше, чем у фасоли, а симптомы недостатка калия исчезают при его содержании в сухой массе листьев более 6,91 % у подсолнечника и более 4,3 % у кукурузы. В корнях подсолнечника в 5 раз больше калия, чем в корнях яровой пшеницы, что в значительной степени обусловливает его высокую засухоустойчивость. Активное поглощение воды корнями и передвижение пасоки на 3/4 обусловлены накоплением осмотически активных ионов калия в сосудах ксилемы в результате функционирования ионных насосов. Высокое содержание калия в клетках повышает гидратацию белков цитоплазмы, устойчивость тканей растения к обезвоживанию. Особенно важно накопить калий в растущих клетках, чтобы обеспечить необходимый уровень их тургора даже при недостаточной влагообеспеченности растений.

Необычно высокая потребность подсолнечника в калии полностью удовлетворяется и без внесения калийных удобрений за счет больших размеров корневых систем. На дерново-подзолистых и песчаных почвах подсолнечник может испытывать недостаток калия, а на торфяных почвах его рост обычно сильно подавлен, если не вносят повышенные дозы калийных удобрений.

В растениях подсолнечника кальция накапливается больше, чем азота. Хотя количество поглощенного растениями кальция меньше, чем калия, подсолнечник относят к числу растений — накопителей кальция. Основной функцией кальция является его участие в формировании срединных пластинок клеточных стенок. Связываясь с полигалактуроновой кислотой, он превращает желеобразный пектин в нерастворимую соль — пектат кальция, обеспечивая этим прочность связи клеток в тканях и, в частности, устойчивость подсолнечника к возбудителям серой и белой гнилей. Кроме того, ионы кальция повышают активность ряда ферментных систем и проницаемость клеточных мембран. При дефиците кальция снижается способность мембран препятствовать свободной диффузии ионов, поэтому усиливается транспирация, снижается водный потенциал всех органов подсолнечника и его засухоустойчивость.

Степень удовлетворения потребностей подсолнечника в микроэлементах обычно определяется не уровнем их содержания в почве, а такими почвенными условиями, от которых зависят растворимость соответствующих солей, доступность ионов растениям. Так, на кислых почвах при рН 6—5 и ниже уменьшается доступность молибдена, кальция, магния, серы, но возрастает растворимость железа, марганца, цинка и бора, которые мало доступны при рН выше 7,5. Однако при дефиците железа на щелочных почвах у подсолнечника происходят такие изменения морфологии и физиологии корней, которые приводят к увеличению их восстанавливающей способности, выделению подкисля-

ющих почву ионов H^+. Вследствие этогб подсолнечник способен поглощать достаточное количество железа при его концентрации в 20—100 раз меньшей, чем требуется для нормального роста кукурузы. В то же время подсолнечник в 10 раз чувствительней к дефициту бора, чем зерновые культуры, особенно при недостатке влаги на плотных, содержащих много извести почвах. В таких условиях рекомендуют вносить от 0,4 до 1,2 кг/га бора. Возможна селекция подсолнечника на высокую эффективность поглощения бора. На кислых же почвах подсолнечник может испытывать дефицит молибдена, вследствие чего подавляются восстановление нитратов и их накопление в тканях до токсичного уровня, угнетается рост растений.

5.6. Биосинтез запасного жира в семенах

Липиды имеются в клетках всех тканей растений. В вегетативных органах их содержание обычно не превышает 5 % от сухой массы. В семенах многих видов растений они накапливаются в количествах, превышающих 50 % в расчете на сухую массу. Запасным липидом семян являются жиры — триацилглицерины (триглицериды). В них энергия запасена в более концентрированной форме, чем в углеводах. При окислении 1 г жиров выделяется приблизительно в два раза больше энергии в виде АТФ, чем при окислении 1 г углеводов. При β-окислении жирных кислот в прорастающих семенах в большом количестве образуется активный ацетил, который служит исходным материалом для биосинтеза многочисленных веществ в клетках растущего проростка. По сравнению с углеводами жиры более плотно заполняют вместилища запасов, а также не содержат гигроскопической воды. Эти преимущества являются причиной того, что жиры накапливаются в семенах более чем 88 % семейств высших растений, из них у 3/4 в качестве запасного вещества содержится только жир, а крахмала нет.

Содержание жирного масла в семенах подсолнечника может варьировать от 26 до 75 %, а в плодах-семянках — от 19 до 58 %. Масличность семян современных сортов этой культуры более 60 %, а семянок — 50 % и выше. У этих сортов доля плодовых оболочек снижена до 20 % от сухой массы семянок, а, поскольку в оболочках нет запасного жира, разница в уровнях масличности семян и семянок составляет около 10 %.

Качество масла семян подсолнечника определяют четыре жирные кислоты, входящие в его состав: пальмитиновая, стеариновая, олеиновая и линолевая. В масле обычных сортов подсолнечника, выращиваемого в условиях степного климата при оптимальных сроках посева, приблизительное содержание их составляет: пальмитиновой кислоты около 6 % от суммы жирных кислот, стеари-

новой — 4, олеиновой — 30, линолевой — около 60 %. Однако в зависимости от наследственных особенностей и внешних условий соотношения между содержанием этих кислот могут изменяться в широком диапазоне. Так, содержание пальмитиновой кислоты у отдельных генотипов может быть повышено до 25 % от суммы жирных кислот. Соотношение между суммами насыщенных и ненасыщенных кислот в масле семян подсолнечника определяется в основном внутренними условиями, а на соотношение между олеиновой и линолевой кислотами в значительной степени влияют внешние условия в период налива семян. Например, содержание олеиновой кислоты в масле может снижаться под влиянием низкой температуры воздуха до 14 % и возрастать при высокой температуре до 76 %. У высокоолеиновых генотипов подсолнечника содержание олеиновой кислоты может достигать 92 % от суммы кислот. Это имеет большое практическое значение. Например, подсолнечное масло с преобладанием в нем олеиновой кислоты является полноценным заменителем оливкового масла для консервной промышленности, а значительное повышение содержания линолевой кислоты превращает подсолнечное масло в высыхающее, более ценное для лакокрасочной промышленности, чем льняное. Для использования масла в других целях требуются иные типы жирнокислотного состава. Поэтому изучение механизмов биосинтеза жира важно для обоснования способов увеличения его накопления в семенах и целенаправленных изменений соотношения жирных кислот в нем. Основные этапы биосинтеза жира в семенах подсолнечника можно представить в виде следующей схемы (рис. 58).

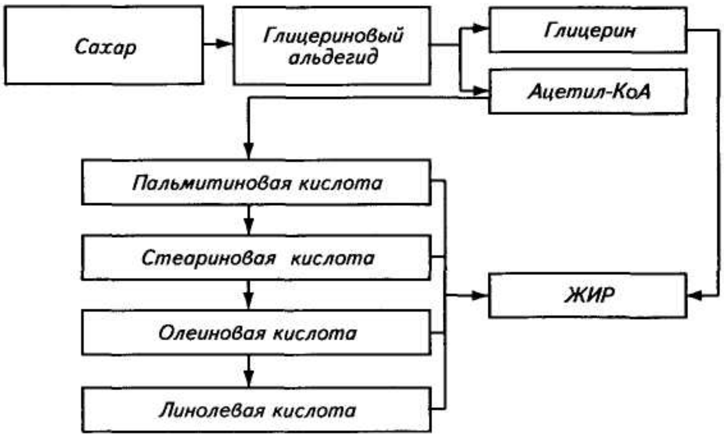


Рис. 58. Основные этапы биосинтеза жира

Из этой схемы видно следующее. Во-первых, исходным материалом для биосинтеза жира служит сахар, поступающий из листьев. Во-вторых, промежуточным субстратом для синтеза как глицерина, так и жирных кислот является глицериновый альдегид, образующийся при анаэробном распаде сахара. В-третьих, поскольку синтез жирных кислот происходит не параллельно, а последовательно, на жирнокислотный состав масла должны влиять соотношения скоростей и условия превращения пальмитиновой кислоты в стеариновую, стеариновой — в олеиновую и олеиновой в линолевую.

Строительным блоком синтеза жирных кислот является уксусная кислота (ацетат), образующаяся в митохондриях растительных клеток при окислении пировиноградной кислоты на первом этапе аэробной стадии дыхания. Ацетат свободно диффундирует из митохондрий в пропластиды, где нереактивный ион ацетата превращается в полностью реактивный ацетил- КоА.

В клетках высших растений все процессы превращения ацетата в олеиновую кислоту происходят только в хлоропластах или пропластидах. В них находятся такие же ферментные системы, которые содержатся в клетках таких прокариотов, как цианобактерия *Anabaena variabilis,* которая считается эндосимбиотическим предшественником хлоропластов (Kekwick). Поэтому этап происходящего в пластидах синтеза жирных кислот от уксусной до олеиновой называется *прокариотическим,* а дальнейшее превращение олеиновой кислоты в другие жирные кислоты, происходящее вне пластиды на эндоплазматическом ретикулуме клетки, — *эукариотическим* этапом (Stumpf).

На эукариотическом этапе преобразования жирных кислот они активированы соединением тиоэфирной связью с коферментом А в виде ацетил-КоА. В пластидах же для всех реакций синтеза жирных кислот обязательным условием является активация как исходных, так и промежуточных продуктов тиоэфирной связью со специальным ацилпереносящим белком (АПБ). Этот белок содержится только в пластидах, поэтому в клетках растений новообразование жирных кислот вне пластид невозможно.

Крупнейший исследователь процессов биосинтеза жира П. К. Штумпф, подводя итог работ в этой области, подчеркнул, что обнаруженные регуляторные механизмы объясняют только причины вариации жирнокислотного состава масла семян. Он пришел к выводу, что для объяснения причин различного количества масла в семенах нужны другие подходы, изучение морфологии структур семян, синтезирующих жир. В частности, обнаружено, что диаметр вместилищ запасного жира — олеосом (сферосом) в клетках семян подсолнечника варьирует от 1,3 до 1,95 мкм, тогда как у других растений он составляет в среднем 0,5 мкм. Следует учитывать также, что в период деления клеток запасающей жир ткани в них значительно уменьшается число пластид. Поэтому важно, что-

бы к периоду налива их число восстановилось до достаточного для интенсивного жирообразования уровня (Menge, Seehuber).

После интенсивного жирообразования в первые дни налива семян подсолнечника во второй его половине происходит последовательное угнетение этого процесса. Причиной этого является не недостаток сахаров, а регуляторное подавление процессов биосинтеза. Поэтому к концу налива в клетках накапливается жир — около 15 мг на 1 млн клеток мезофилла семядолей. Разное количество масла, накапливаемое в семенах высоко- и низкомасличных генотипов подсолнечника, обусловлено только образованием до фазы налива семян разного числа запасающих жир клеток при одинаковом накоплении масла в клетках семян таких генотипов.

5.7. Оптимальный фенотип растения и продукционный процесс в агроценозах

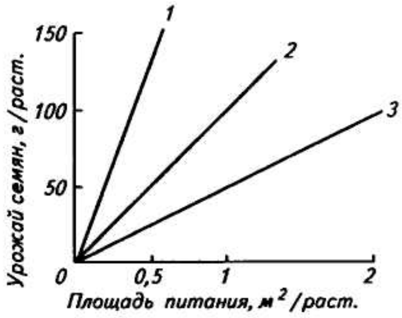
Для реализации потенциальной продуктивности растения подсолнечника должны быть полностью удовлетворены его потребности в ресурсах внешней среды. Диаметр корзинок таких растений составляет 50 см и более, а урожай семянок — 200 г и выше. Однако в оптимальном по густоте полевом посеве диаметр корзинок подсолнечника варьирует от 12 до 20 см, а средняя масса семянок одного растения достигает лишь 67 г даже при очень высокой урожайности (4 т/га).

Растения, полностью реализовавшие свой потенциал продуктивности, неэффективно используют ресурсы среды, в урожае их биомассы доля семян снижена. Это несовместимо с требованиями, которые необходимо выполнять для получения высокого урожая семян. Для этого ресурсы среды, лимитирующие продукционные процессы, должны быть полностью и своевременно усвоены растениями и эффективно использованы ими на создание урожая семян при неизбыточной биомассе вегетативных органов. Формирование оптимальных фенотипов растений, а также степень и своевременность усвоения ими ресурсов внешней среды обеспечиваются регулированием конкурентных взаимоотношений между растениями в полевых посевах.

Растения в посевах конкурируют за комплекс ресурсов среды, поэтому на их физиологическое состояние больше влияет взаимоугнетение, чем дефицит отдельных факторов внешней среды. В результате конкуренции сообщество растений превращается в целостную продукционную систему. Поэтому знание закономерностей конкуренции важно для понимания процессов формирования урожаев посевами.

Для полного поглощения приходящей фотосинтетически активной радиации посев подсолнечника должен иметь ИЛП не менее 4. Такая его величина может быть достигнута тем раньше, чем

Рис. 59. Зависимость урожая семян от площади питания растений подсолнечника в полевых посевах:
1 - 25ц/га; 2 - 10; 3 – 5 ц/га



больше густота посева или соответственно меньше площадь питания (рис. 59). Однако нередко рост растений в посевах подсолнечника лимитируется недостаточной влагообеспеченностью или ограниченной доступностью азота и фосфора. В таких ситуациях ИЛП даже к фазе цветения не превышает 2—3. При достаточных уровнях питания и водоснабжения растений, когда ИЛП превышает 4, взаимозатенение растений не только снижает интенсивность фотосинтеза, но и усиливает рост вегетативных органов в ущерб формированию урожая семян.

Для полного поглощения почвенных запасов доступного азота до конца вегетации достаточна густота посева подсолнечника 2 раст/м^2 (рис. 60). Если густота в четыре раза меньше, то поглощается только около половины запаса доступного азота почвы, хотя его поглощение в расчете на одно растение в среднем вдвое выше. При загущении посевов до 4 и 6 раст/м^2 и больше общий вынос азота сообществом растений оказывается таким же, как и при густоте 2 раст/м^2, так как он в таких посевах определяется количеством доступного азота почвы. Однако в диапазоне густот от 4 до 6 раст/м^2 поглощенный азот используется более эффективно. Объясняется это тем, что шесть растений успевают поглотить запас доступного азота 1 м^2 почвы к фазе цветения, а четыре растения—к середине периода эмбрионального роста семян (рис. 61). Поэтому при таких густотах запасы азота поглощаются своевременно и в наибольшей степени усиливают рост запасающей жир ткани зародышей семянок. В результате азот эффективнее используется для создания урожаев семян и масла, чем при меньших густотах посевов.

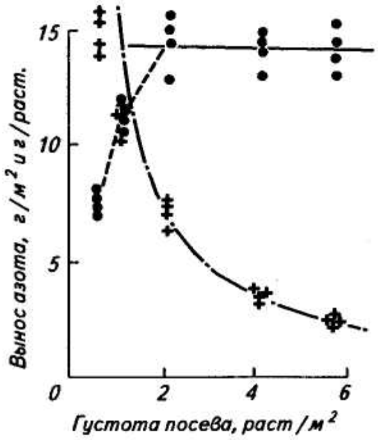


Рис. 60. Влияние густоты стояния растений в полевых посевах подсолнечника на вынос азота (в г) на 1 м^2 посева (•) и на 1 растение (+)

Корни подсолнечника поглощают азот в основном в виде нитратов. Фосфор поглощается из зоны

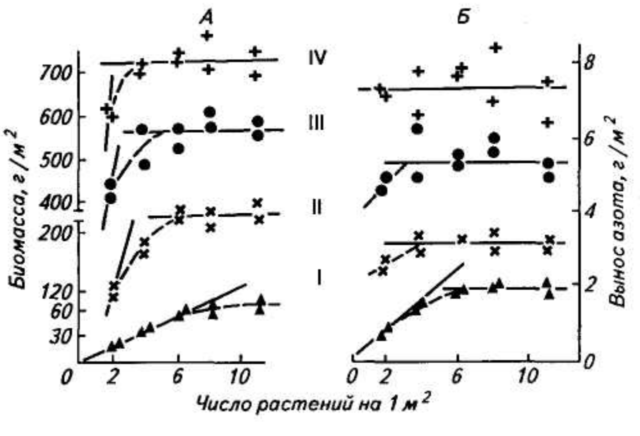


Рис. 61. Накопление биомассы *(А)* и вынос азота (Б) посевами подсолнечника в зависимости от их густоты и фазы вегетации:
I — фаза 14 листьев; II — бутонизация; III — цветение; IV — спелость

почвы вокруг корня шириной 1—2 мм. Поэтому его поглощение в значительной мере зависит от густоты корней в почве, особенно в ее верхних слоях.

Масличный подсолнечник возделывают в основном в степной зоне, где суммарная испаряемость превышает сумму осадков. Поэтому водопотребление подсолнечника в значительной степени обеспечивается влагозапасами почвы, частично пополняемыми летними осадками. Характер потребления этих запасов растениями оптимального по густоте полевого посева подсолнечника качественно меняется в течение вегетации.

Транспирирующая поверхность и потенциальное водопотребление посевов подсолнечника возрастают до фазы цветения, а влагозапасы почвы в течение вегетации обычно истощаются. Пока в метровом слое почвы достаточно доступной воды, растения невелики, конкуренции между ними нет и водопотребление не зависит от влагообеспеченности. Рост потребности во влаге и истощение ее запасов приводят к тому, что еще до бутонизации начинается и последовательно ужесточается до фазы цветения конкуренция между растениями за воду. За этот период обычно расходуется вся доступная вода двухметрового слоя почвы. Однако ее количество бывает меньше потенциальной транспирации, поэтому водопотребление от бутонизации до цветения зависит от количества доступной воды. С фазы цветения до созревания, в том числе и в критический период, дефицит воды достигает максимума. Поэтому чем больше влаги остается в почве к фазе цветения, тем эффективнее она используется и тем выше $К_{хоз}$.

Особенности поглощения ресурсов среды растениями в посеве являются причиной изменений параметров продукционного процесса в течение вегетации. В начале вегетации конкуренции между растениями за ресурсы нет и величина урожаев биомассы с 1 $м^2$ посева прямо пропорциональна густоте стояния растений. После начала конкуренции за ресурсы рост растений и накопление ими биомассы не угнетаются до тех пор, пока водный потенциал, содержание в тканях азота или другой лимитирующий фактор не снизятся до критического уровня. С этого момента зависимость накопленной биомассы от густоты посева становится криволинейной.

С развитием конкуренции сильнее подавляется рост растений, в частности зачаточных корзинок. Поскольку их дифференциация приходится на начальный период конкурентного угнетения, число сформировавшихся в корзинках цветков обычно несколько больше числа семян, которые могли бы образоваться на растении при более сильной конкуренции после цветения. Поэтому размер соцветия не лимитирует продукционный процесс.

Ужесточение конкуренции в посеве приводит к достижению равновесия между доступностью и потреблением ценозом ресурсов, лимитирующих продуктивность. С этого момента ценоз вступает в так называемое компенсационное состояние. При этом с увеличением густоты посева вдвое также ровно вдвое уменьшаются средние величины сухой массы одного растения, вынос азота и другие показатели. Поэтому водопотребление, вынос азота и накопление биомассы в расчете на 1 $м^2$ посевов в этом случае определяются условиями выращивания и продолжительностью продукционного процесса и не зависят от густоты посева и генотипа (если они не различаются по продолжительности вегетации).

Для формирования оптимального фенотипа подсолнечника необходимо существенно подавить вегетативный рост растений, а ресурсы внешней среды в максимальной степени использовать для образования наибольшего урожая семян. Это достигается при такой густоте посевов, при которой критический период онтогенеза растений совпадает с тем этапом саморазвития агроценоза, когда по накоплению биомассы еще не достигнуто компенсационное состояние, а поглощение азота уже соответствует этому состоянию. При этом эмбриональный рост семян происходит в условиях, когда полностью освоены ресурсы местообитания, а взаимоугнетение растений еще не достигло наибольшей степени. Эта густота посева, формирующая оптимальные фенотипы, также является оптимальной, так как в урожае биомассы таких посевов максимальна доля семян, а значит и их урожай.

Период наиболее интенсивного роста вегетативных органов подсолнечника, начинающийся перед бутонизацией и заканчивающийся в фазе цветения, в оптимальных по густоте посевах

совпадает с периодом непрерывно усиливающейся конкуренции. В случаях, когда после завершения ростовых процессов лимитирующий фактор меняется, морфофизиологическая адаптация органа уже не может измениться. Например, сформировавшийся при недостатке света лист в нижних ярусах не может изменить свою теневую структуру при улучшении освещенности после окончания роста.

В степной зоне, основном ареале возделывания масличного подсолнечника, особое значение имеет адаптация к меняющимся условиям влагообеспеченности. При густоте посева 1 раст/м^2 и менее растения не конкурируют за влагозапасы почвы, поэтому не страдают даже при самых сильных засухах (рис. 62). Чем больше растений на 1 м^2, тем в большей степени снижена урожайность посевов при засухе по сравнению с посевами в условиях достаточной влагообеспеченности. При 475 мм осадков за вегетацию оптимальна густота 6 раст/м^2, а при 108 мм — 2 раст/м^2. При преимущественной конкуренции между .растениями за воду длина стеблей уменьшается по мере загущения посевов, а во влажный год чем гуще посев, тем длинней стебель вследствие конкуренции за свет. Поэтому регулирование конкурентных взаимосвязей между растениями в сомкнутых посевах необходимо для обеспечения стабильности урожаев.

В оптимальных по густоте посева подсолнечника условиях важными показателями адаптации растений к дефициту влаги являются укороченные междоузлия стебля и повышенная ксероморфность листьев. В посевах подсолнечника разных по влагообеспеченности зон Краснодарского края косвенный показатель ксероморфности — удельная поверхностная плотность листьев возрастала с 420 до 660 мг/дм^2, а высота растений снижалась на 7,7 мм по мере уменьшения влагозапасов в двухметровом слое почвы на 1 мм. Уменьшение влагозапасов к фазе цветения до 70 мм приводило к снижению максимальной площади листовой поверхности посевов с 4,3 до 2,2м^2/м^2. Сильная зависимость ИЛП от влагозапасов свидетельствует о том, что морфофизиологическая адаптация осуществляется на уровне агроценоза за счет высокой чувствительности растений к условиям влаго-

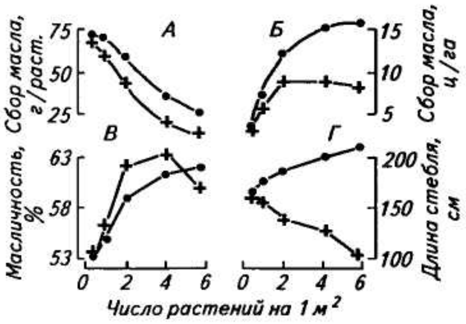


Рис. 62. Зависимость сбора масла в расчете на растение *(А)* и 1 га *(Б),* масличное™ семян (.8) и длины стеблей *(Г)* от густоты полевых посевов подсолнечника в разные по количеству осадков годы:
+ — 108 мм осадков за вегетацию; • — 475 мм

обеспеченности. Вместе с тем у растений подсолнечника рост листьев прекращается при значительно большем дефиците влаги, чем у незасухоустойчивой сои, которая не может эффективно адаптироваться к условиям засухи.

Многие агротехнические приемы влияют на формирование урожая посредством изменения конкурентных взаимосвязей между растениями. Например, при внесении высоких доз удобрений накопление биомассы посевами подсолнечника в фазе бутонизации значительно усиливается. Одновременно ослабление конкуренции за элементы минерального питания приводит к усилению конкуренции за влагу, в результате чего урожай семянок может оказаться пониженным при высоком урожае общей биомассы. Поэтому оптимальная доза удобрений для посевов масличного подсолнечника в несколько раз меньше, чем для его посевов на зеленую массу.

5.8. Продуктивность и качество урожая

Основным показателем ценности сорта или гибрида подсолнечника является урожайность масла с 1 га. Для успешной селекции сортов отбор отдельных элитных растений и семей их потомков должен вестись по таким признакам, изменения которых могут обеспечить повышение продуктивности полевых посевов. В течение 15-летних исследований В. С. Пустовойт выявил такие признаки подсолнечника и разработал схему селекции, состоящую из трехлетних циклов отборов, испытаний и скрещиваний. За период проведения 13 таких циклов он создал сорта, превосходящие прежние популяции по сбору масла с 1 га более чем в 1,5 раза.

На каждом этапе селекции подсолнечника сбор масла повышался в строгом соответствии с увеличением урожайности семян (ядер семянок) (рис. 63). При этом оказалось, что по поглощению из почвенных запасов доступного азота и воды обычные по густоте посевы новых сортов не отличаются от посевов старых низкомасличных сортов. Обусловлено это тем, что полное и своевременное поглощение этих ресурсов посевами обеспечивается оптимальной густотой стояния растений. Урожайность общей биомассы посевов таких сортов также не больше, чем старых, а площадь листьев даже несколько меньше. Повышение урожаев семян и масла

Рис. 63. Сбор масла в зависимости от урожайности семян (ядер семянок) сортов и межлинейных гибридов подсолнечника: Енисей, Север, Надежный, Визит, Салют, Почин, Успех, Солдор 220, ВНИИМК 8883, Донской низкорослый 47, ВНИИМК 8931 и Передовик (в порядке увеличения урожайности)

в результате селекции произошло только за счет возросшей способности растений новых сортов эффективнее использовать поглощенные ресурсы внешней среды на создание хозяйственной части урожая, т. е. повышения $К_{хоз}$.

Проявление различий между растениями высоко- и низкомасличных сортов подсолнечника можно обнаружить уже во время дифференциации зачаточной корзинки. При равном числе дней от всходов до цветения соцветия растений современных сортов растут быстрее и на одних и тех же этапах органогенеза диаметр цветоложа у них больше. Поэтому корзинки на 3—4 дня раньше раздвигают розетку листьев, чем у растений низкомасличных сортов. Вследствие более сильного подавления роста верхних листьев они в среднем мельче у растений современных сортов.

Различия по интенсивности процессов формирования урожая растениями высоко- и низкомасличных сортов усиливаются с фазы цветения. У современных сортов более резко прекращается рост вегетативных органов, быстрее отмирают нижние листья, а азот из них интенсивнее оттекает в соцветие во время эмбрионального роста семян. В этот период особенно важны наследственные различия по скорости оттока азотистых и других пластических веществ из сердцевинной паренхимы стебля. Чем больше азота и других веществ поступит в это время из вегетативных органов в семена, тем интенсивнее они растут, образуется больший объем запасающей жир ткани независимо от того, за счет чего это достигается: большего числа семян или их крупности. Интенсификация этих процессов приводит к повышению $К_{хоз}$ у современных сортов подсолнечника, является предпосылкой более интенсивного маслообразования в их семенах в период налива по сравнению с низкомасличными сортами.

В период налива семян начинается распад белков в листьях всех ярусов. Оттекающий из них азот используется в это время для биосинтеза запасного белка в семенах. Особенно интенсивно азот оттекает из более старых нижних, а также из самых верхних листьев, которые испытывают наибольшее гормональное воздействие наливающихся семян. Эти процессы также протекают быстрее у растений высокомасличных сортов. В результате при оптимальной густоте их посевов обычно к середине периода налива остаются зелеными и участвуют в маслообразовании только листья 6—8-го ярусов от корзинки.

Описанные различия способствуют тому, что в период налива семян у растений высокомасличных сортов каждая единица площади фотосинтезирующих листьев обеспечивает ассимилятами маслообразование в значительно большем объеме запасающей ткани, чем у низкомасличных сортов. Чем интенсивнее потребляются ассимиляты на синтез жира, тем меньше в это время содержится углеводов в семенах, цветоложе корзинки, стебле и листьях, выше в среднем интенсивность фотосинтеза в листьях. Растения

низко- и высокомасличных сортов не различаются по интенсивности фотосинтеза, что наблюдается в свободных от ассимилятов листьях в утренние часы. Однако в середине и конце дня избыток углеводов резко подавляет фотосинтез листьев низкомасличных сортов. Вследствие быстрого оттока ассимилятов из листьев высокомасличных сортов подсолнечника их фотосинтез снижается в середине и конце дня значительно меньше, что обеспечивает более эффективное использование ФАР.

Количество масла, накапливающееся в семенах подсолнечника за период налива семян, определяется не способностью листьев обеспечивать соцветие углеводами, а суммарным числом запасающих жир клеток мезофилла семядолей семян. Различия между высоко- и низкомасличными сортами по абсолютному количеству масла в семенах обусловлены только разным числом таких клеток, а не количеством масла в каждой из них. При нормальном созревании семян в 1 млн клеток мезофилла семядолей содержится около 15 мг масла как у старых, так и у современных сортов.

Вследствие того что урожай масла в результате селекции подсолнечника растет за счет увеличения числа запасающих клеток, пропорционально возрастает и урожай семян. Однако хозяйственный урожай плодов-семянок у высокомасличных сортов не намного выше, чем у низкомасличных. Обусловлено это тем, что одновременно с селекцией на увеличение урожая масла проводили отбор на уменьшение толщины плодовых оболочек (лузги) семянок. Это привело к снижению лузжистости семянок с 42—45 до 20 %. Сниженные вследствие этого урожаи лузги маскируют увеличение урожаев семян, поэтому урожаи семянок в результате селекции подсолнечника возрастали в большей степени за счет отборов на устойчивость к болезням и вредителям, чем за счет селекции на повышение эффективности использования ресурсов среды растениями.

В отличие от низкомасличных грубoлузжистых сортов подсолнечника у высокомасличных в формирующихся плодовых оболочках подавлен биосинтез целлюлозы, гемицеллюлоз, пентозанов и лигнина, хотя содержание подвижных углеводов в этот период повышено. Это связано с недоразвитием слоя клеток гиподермы околоплодника, поэтому толщина лузги у современных сортов снижена с 400 до 200 мк и меньше. Это привело к значительному повышению содержания масла в расчете на массу всей семянки.

В результате селекции масличность семянок подсолнечника повысилась не только за счет снижения их лузжистости. У современных сортов выше содержание масла и в самих семенах. Обусловлено это более интенсивным оттоком азота из вегетативных органов растений в период эмбрионального роста семян, изменением вследствие этого соотношения в них между запасными и ци-топлазматическими белками в пользу последних. В результате об-

Рис. 64, Сопряженная генотипическая изменчивость масличности и урожайности семян (ядер семянок) подсолнечника. Сорта и межлинейные гибриды: Енисей; *2*— Север; *3*— Надежный; *4*— Салют; 5— Солдор 220; *6*- ВНИИМК 8883; 7- ВНИИМК 8931; Передовик; *9* — Донской низкорослый 47; *10* — Успех; *11* — Почин; *12*— Визит

разуется больше масла в расчете на 1 г белка и соответственно выше масличность семян.

Последовательное применение эффективных методик селекции и улучшающего семеноводства сортов подсолнечника, разработанных академиком В. С. Пустовойтом, позволило повысить масличность семянок с 28—32 до 52—53 %, содержание масла в семенах на 8 %, урожай масла с 1 га более чем на 60 %. Эффективность этих методик обусловлена правильным выбором критериев отбора. Основной целью селекции подсолнечника является повышение урожая масла без удлинения периода вегетации растений. В оптимально загущенных посевах это могут обеспечить только генотипы, способные наиболее эффективно использовать ресурсы внешней среды на создание урожая семян (ядер семянок). Высокая их масличность — один из показателей такой эффективности при оценках элитных растений и семей их потомков, так как такие генотипы способны к биосинтезу наибольшего количества масла в расчете на единицу поглощенного азота, а также других ресурсов внешней среды. При этом важно учитывать, что генотипические зависимости масличности семян подсолнечника от урожайности семян (рис. 64) выражаются уравнениями гипербол. Знание этих зависимостей позволяет четко отличать наследственную изменчивость от средовой, выявлять ценные генотипы как при отборах элитных растений из расщепляющихся популяций, так и при испытаниях семей их потомков на малых делянках.

При селекции и семеноводстве межлинейных гибридов подсолнечника используют иные методики. Однако повышение продуктивности гибридов и качества их семянок и семян обусловлено изменением тех же физиологических процессов, на которых основаны селекция и семеноводство сортов-популяций.

5.9. Биотехнология подсолнечника

В последние десятилетия в ряде стран разрабатывают способы применения методов биотехнологии для ускорения селекции подсолнечника, использования дополнительных источников его генотипической изменчивости. В настоящее время в практической

селекции используют методы культуры апикальных меристем побегов и молодых зиготических зародышей.

Стерильную культуру in vitro верхушек стебля проростков подсолнечника применяют для микроклонального размножения ценных генотипов. При этом генетическая идентичность надежнее сохраняется, если в качестве эксплантантов используют апикальные меристемы с частью дифференцированной ткани и непосредственно на них образуются побеги. Генетические изменения более вероятны, если вначале образуется каллус, в котором формируются побеги. На одном эксплантате или каллусе образуется до 10 побегов. При изолировании из них новых эксплантантов в виде листочков с пазушной почкой в течение 6 мес получили более 30 тыс. новых пробирочных растений.

Метод культивирования на питательной среде in vitro молодых зародышей (эмбриокультура) используют в селекции подсолнечника для разных целей. Для ускоренного создания аналогов инбредных линий важно сокращать циклы возвратных скрещиваний. При извлечении из семянок 10-дневных зародышей и выращивании из них in vitro саженцев каждый цикл сокращается на 25—30 дней за счет исключения периода налива и созревания семян и еще на 20—30 дней из-за исключения периода покоя семян. С использованием фитотрона на процесс создания аналогов линии, состоящей из шести последовательных поколений, требуется всего 370—400 дней.

Скрещивания культурного подсолнечника с дикорастущими видами часто не удаются из-за абортирования или неспособности к прорастанию гибридных семян вследствие постгамной несовместимости. Преодолевать нескрещиваемость такого типа можно путем извлечения 7-дневных зародышей и доращивания их in vitro на искусственных питательных средах. На обычных средах успешно выращиваются in vitro пригодные для пересадки растеньица подсолнечника из зародышей длиной 3—5 мм, причем лучшие по габитусу растения получаются из зародышей длиной около 3 мм.

В ряде стран разрабатывают методы регенерации целых растений из недифференцированных соматических клеток. Однако установлено, что методики, разработанные на модельных видах из семейства пасленовых, не могут быть непосредственно перенесены на культуру тканей и клеток подсолнечника, отличающегося слабой регенерационной способностью (Badigannavar, Bernardi). Эта способность в очень большой степени зависит от генотипа донорного растения подсолнечника. При этом чем выше степень апикального доминирования у донорного растения, тем ниже регенерационный потенциал его тканей и клеток в культуре in vitro. У высокопродуктивных растений подсолнечника селекции ВНИИМК (Краснодар) отбор на доминирование одного соцветия привел к отсутствию не только боковых ветвей, но даже меристем в пазухах листьев. Ткани и клетки таких генотипов имеют низкую реге-

нерационную способность, что не относится к некоторым генотипам из США и Канады, а также к дикорастущим видам подсолнечника.

При использовании в качестве эксплантантов апикальных меристем побегов или незрелых (7—10-дневных) зиготических зародышей способность к регенерации растений проявляют даже генотипы краснодарской селекции. Способность тканей гипокотилей проростков к морфогенезу обнаружена только у небольшого числа генотипов с более высоким регенерационным потенциалом. Для регенерации растений можно использовать также и зрелые семядоли подсолнечника.

Разработка эффективных способов регенерации жизнеспособных растений из клеточных клонов открывает возможность клеточной селекции подсолнечника. Ее использование особенно важно для создания гибридов и сортов, устойчивых к патогенам-некротрофам. Признаки устойчивости к ним у подсолнечника обычно полигенны, поэтому они трудны для селекции обычными методами. Установлено, что каллусы, полученные от устойчивых к фомозу генотипов подсолнечника, выживали на питательной среде с культуральным фильтратом возбудителя этой болезни, а каллусы от восприимчивых линий на такой среде погибали.

Использование генетической инженерии в работах с подсолнечником до сих пор ограничивается не только недостаточной эффективностью методов регенерации растений из трансформированных клеток, но и тем, что для целенаправленного реконструирования генома подсолнечника требуются более глубокие знания в области частной генетики, физиологических и биохимических механизмов фенотипической реализации признаков. Должны быть найдены, изолированы и клонированы агрономически важные гены, разработаны способы их интеграции в геном подсолнечника и обеспечения их активности в нем.

Подсолнечник восприимчив к инфицированию почвенной бактерией *Agrobacterium tumefaciens*. Ее экстрахромосомная Ti-плазмида легко внедряется в ядра опухолевых клеток и способна переносить встроенные в нее гены, которые активно экспрессируются в клетках подсолнечника. Однако трансформированные таким путем клетки теряют способность к регенерации целых растений. Найден один генотип подсолнечника НА-300В, сохраняющий такую способность.

В результате переноса генов, встроенных в Ti-плазмиду, в 80-е гг. XX в. были получены культуры клеток подсолнечника, в которых синтезировались запасные белки семян фасоли и кукурузы. Хотя из этих клеток и не были регенерированы целые растения, эти результаты стали доказательством принципиальной возможности проявления активности генов, перенесенных из таксономически отдаленных семейств. Позже был получен трансгенный подсолнечник, проявивший в полевых испытаниях устойчивость к скле-

ротиниозу за счет активности пшеничного гена оксидазы щавелевой кислоты.

Методика слияния голых протопластов позволяет преодолевать нескрещиваемость культурного подсолнечника с дикорастущими видами, обладающими устойчивостью к основным патогенам и другими признаками (Schnabl at al). Разработаны способы получения не только симметричных гибридов, содержащих в ядрах наборы хромосом двух видов, но и асимметричных соматических гибридов, у которых к хромосомам культурного подсолнечника добавлены одна или более интродуцированных хромосом. Целые растения из протопластов после их слияния или перенесения в них микронуклеусов удалось получить только после того, как был найден генотип подсолнечника Florom 328, отличающийся высоким регенерационным потенциалом.

5.10. Реакция подсолнечника на поражение патогенами

Урожайность и качество семянок и семян в значительной степени зависят от устойчивости или толерантности растений к поражению болезнями и вредителями. В частности, при сильном поражении облигатным паразитным цветковым растением **заразихой** урожайность подсолнечника снижается настолько, что его возделывание становится нерентабельным. Гаусторий (видоизмененный корень) проростка семени заразихи внедряется в корень подсолнечника до сосудов ксилемы, проникая через оболочки клеток эпиблемы и первичной коры, и поглощает из них питательные вещества. В результате у восприимчивых генотипов образуется общая проводящая система хозяина и паразита, и клетки заразихи поглощают органические вещества из флоэмы подсолнечника. По мере появления очередных, все более вирулентных рас заразихи селекционеры находят генотипы подсолнечника, обладающие быстрой реакцией лигнификации клеточных стенок при контакте с ними гаустория паразита. Клетки заразихи не могут проникать через одревесневшие оболочки клеток хозяина, поэтому лишенные питания гаустории отмирают.

Споры возбудителя **ржавчины** подсолнечника гриба *Puccinia helianthi* Echw проникают в лист через устьица, гифы заполняют межклетники мезофилла и быстро образуют гаустории в клетках. У устойчивых генотипов подсолнечника окружающие мицелий клетки листа отмирают в результате проявления реакции сверхчувствительности, и это прекращает инфекционный процесс. У восприимчивых генотипов клетки листьев при этом не претерпевают видимых изменений жизнедеятельности, что позволяет грибу формировать пустулу и продуцировать большую массу спор. Пищевые потребности гриба обеспечиваются не за счет распространения

мицелия в удаленные участки листа, а путем выделения цитокининов, под действием которых не только прекращается отток ассимилятов из зоны пустулы в другие органы растения, но и вызывается приток необходимых грибу веществ в эту зону.

Возбудитель **ложной мучнистой росы** подсолнечника гриб *Plasmopara helianthi* Novot. также является облигатным биотрофным паразитом. Однако в отличие от возбудителя ржавчины мицелий плазмопары не способен воздействовать на незараженные ткани хозяина таким образом, чтобы обеспечить интенсивный подток пластических веществ в зараженную ткань. Поэтому и питание гриба и обилие его спороношения зависят от объема тканей хозяина, освоенного мицелием. При заражении листьев через устьица физиологическое состояние подсолнечника и его продуктивность изменяются незначительно, так как мицелий не проникает за пределы ближних жилок пластинки листа. В тех же растениях, в которых мицелий достигает апикальной меристемы побега, он распространяется во всех формируемых ею органах, вызывая системное поражение растения. В результате расходования пластических веществ грибом и подавления ростовых процессов пораженные плазмопарой растения подсолнечника не образуют семена и чаще гибнут до цветения (Cohen, Sackston).

По характеру питания возбудители ржавчины и ложной мучнистой росы подсолнечника являются биотрофами, так как они в вегетативном состоянии не могут существовать в отсутствие хозяина и извлекают питательные вещества из его живых тканей. Подсолнечник поражается также многими болезнями, для возбудителей которых характерен некротрофный тип питания. Такие патогены питаются предварительно убитыми тканями хозяина.

Воздействие биотрофов на физиологические процессы растения-хозяина направлено на то, чтобы обеспечить мицелий питательными веществами при минимальном повреждении клеток хозяина до спороношения паразита. Поэтому в период сосуществования с хозяином биотрофы не продуцируют токсины. Некротрофам же необходимо выделять токсины или некротизирующие ферменты, чтобы внедряться в ткани хозяина и обеспечивать себя питанием. Растение-хозяин обычно реагирует на это усилением дыхания, снижением интенсивности фотосинтеза, подавлением митотической активности меристем. Выделяемые токсины и щавелевая кислота нарушают избирательную проницаемость мембран клеток хозяина, усиливая экзоосмос солей и органических веществ из них, вызывая дезорганизацию органоидов и процессы их автолиза, ускоряя старение тканей.

Вред, причиняемый различными патогенами посевам подсолнечника, в разной степени зависит от погодных условий. Поражение неустойчивых растений заразихой при наличии в почве ее семян практически не зависит от погодных условий. На заболевание подсолнечника прикорневой формой белой гнили также больше

влияет количество склероциев возбудителя в почве, чем погода. Патологическое воздействие на подсолнечник возбудителей пепельной гнили и вертициллеза возрастает в условиях засухи и высоких температур, а корзиночная форма белой и серой гнилей, фомопсис, ложная мучнистая роса более вредоносны при влажной погоде.

На восприимчивость к патогенам большое влияние оказывают наследственные и онтогенетические особенности растений подсолнечника. Возможность заражения биотрофами и специализированными некротрофами предопределяется генотипом растения, а для неспециализированных некротрофов важнее ослабленность или поврежденность тканей, что способствует их более быстрому отмиранию под воздействием токсинов. Важным фактором ослабления тканей растения подсолнечника является их монокарпическое старение рследствие гормонального воздействия корзинки на стебель с фазы цветения и на листья с начала налива семян. Поэтому восприимчивость корзинок к поражению белой, серой и сухой гнилями возрастает с завершением налива семян. В период роста и налива семян усиливается проявление симптомов альтернариоза, септориоза, фомоза и других болезней. Например, возбудитель пепельной гнили *Sclerotium bataticola* внедряется в корни подсолнечника и проникает в сосуды стебля в период от фазы проростков до фазы шесть пар листьев, а проявляется болезнь с фазы цветения. Генотипы подсолнечника, у которых стебли сохраняют зеленую окраску после цветения вследствие меньшей подверженности монокарпическому старению, отличаются повышенной устойчивостью к поражению стеблей фомопсисом, пепельной гнилью, фомозом. Однако при сильном патогенном воздействии возбудители болезней могут поражать и неослабленные ткани. Так, мицелий склеротинии может вызвать заболевание подсолнечника белой гнилью в любой период онтогенеза, а при заражении аскоспорами непосредственно поражаются ослабленные ткани, но если из аскоспор развился мицелий на скоплениях пыльцы или других субстратах, то могут поражаться любые ткани.

Наибольшее снижение урожайности и даже преждевременная гибель растений наблюдаются при поражении проводящих путей стебля или цветоложа корзинки возбудителями фомопсиса, пепельной гнили, склеротиниоза, вертициллеза, фузариоза и даже альтернариоза. В условиях ненастной погоды в период от физиологической до технической спелости семян подсолнечника поражение корзинок белой и серой гнилями часто приводит к значительному снижению величины и качества урожая

Селекция на устойчивость к некротрофным патогенам чрезвычайно осложнена тем, что механизмы защиты от них менее эффективны и более комплексны, чем способы защиты от биотрофных паразитов. Устойчивость к некротрофному патоген может быть обусловлена механическими барьерами, способност ю к де-

токсикации токсинов и сниженной чувствительностью к ним, комплексом других факторов. Поэтому устойчивость к некротрофам обычно не полная, а полигенная.

Примером успешной селекции на невосприимчивость к некротрофным патогенам может быть создание гибридов подсолнечника, устойчивых к фомопсису и вертициллезу.

Контрольные вопросы и задания

1. Какие изменения роста и соотношений органов происходят в онтогенезе растений подсолнечника? 2. Как изменяется в течение суток водный баланс растений подсолнечника? 3. Какие физиологические и морфологические особенности растений подсолнечника обусловливают их высокую засухоустойчивость? 4. Как условия азотного и фосфорного питания растений подсолнечника влияют на интенсивность маслообразования и масличность семян? 5. Как влияет калий и кальций на устойчивость подсолнечника к абиотическим и биотическим стрессам? 6. Какие особенности подсолнечника обусловливают высокий потенциал интенсивности фотосинтеза и что лимитирует его реализацию? 7. Какие процессы обусловливают соотношение жирных кислот в масле семян подсолнечника? 8. Какие процессы определяют интенсивность маслообразования в семенах подсолнечника? 9. Расскажите о том, как изменяется дыхание семян подсолнечника в периоды их эмбрионального роста, налива, созревания, покоя и прорастания. 10. Какие фенотипические особенности растений подсолнечника обеспечивают максимальную урожайность полевого посева? 11. Как развиваются в течение вегетации конкурентные взаимоотношения между растениями в оптимальном по густоте посеве подсолнечника? 12. Какими физиологическими и морфологическими особенностями отличается высокомасличный подсолнечник от низкомасличного? 13. Чем различаются способы воздействия биотрофных и некротрофных патогенов на физиологические процессы в тканях растений подсолнечника? 14. Какие методы биотехнологии используют и разрабатывают для оптимизации селекции подсолнечника? 15. Каков критический период по влагообеспечению для максимального жиронакопления в семенах?

Глава 6
ЛЕН

Лен по сравнению с другими лубоволокнистыми культурами наиболее пластичное растение. Его издавна возделывают почти во всех странах Европы, многих странах Азии, Африки и Америки. Наиболее благоприятным на земном шаре местом для формирования долгунцов является Северо-Западная зона России. Здесь выведены лучшие долгунцы, ставшие родоначальниками почти всех сортов льна-долгунца в Европе и Америке.

В России лен появился очень давно. До конца XVIII в. льноволокно занимало первое место среди экспортных товаров и составляло основную статью дохода России во внешней торговле. В XIX и начале XX в. Россия продолжала оставаться основным поставщиком волокна на экспорт.

6.1. Систематика и морфология

Систематика. Род лен — *Linum* L. — относится к семейству льновых — *Linaceae* DC. ex S.F. Gray — и включает свыше 200 диких видов однолетних, многолетних травянистых и полукустарниковых растений. В России культурный лен представлен в основном видом лен обыкновенный — *L. usitatissimum* L. Этот вид очень полиморфен, наибольшее значение имеют три подвида: subsp. *usitatissimum* — долгунец, subsp. *humile* (Mill.) Czernom. — масличный, или кудряш, subsp. *intermedium* Czernom. — межеумок. Их характеристики приведены в таблице 36. Указанные подвиды различаются по высоте растений, числу стеблей, числу коррбочек, развитости корневой системы (рис. 65). Для получения волокна возделывают почти исключительно лен-долгунец, а для получения масла — лен-межеумок и лен-кудряш. В России культивируют как лен-долгунец, используемый преимущественно для получения волокна, так и лен масличный, используемый преимущественно для получения масла.

36. Характеристика подвидов льна обыкновенного

Подвид	Высота стебля, см	Число коробочек	Масса 1000 семян, г	Содержание жира в семенах, %	Содержание волокна в стеблях, %
Лен-долгунец	70-120, одностебельный	2-5	4-7	35-40	>20
Лен-межеумок	50-70, одностебельный	10-20	7-9	39-48	12-18
Лен-кудряш	25-50, многостебельный	> 100	4-8	41-45	<10

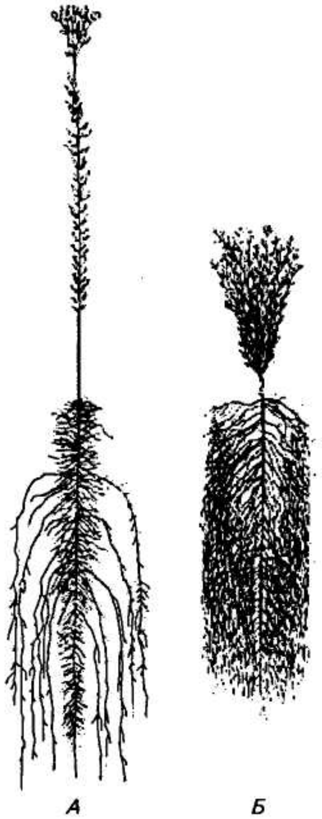


Рис. 65. Контрастные подвиды культурного льна:
А — лен-долгунец, *Б* — лен-кудряш

Морфологическая характеристика растений льна-долгунца. *Корень* стержневой, достигающий в длину 1 м и более. Боковые корешки развиты слабо и располагаются только в верхнем горизонте почвы. *Стебель* цилиндрический, покрыт восковым налетом. Общая длина (от семядольных листочков до места прикрепления самой верхней коробочки соцветия) 70— 125 см. Техническая длина стебля составляет 85—90 % от общей высоты. Диаметр в середине стебля 0,8— 1,1мм (тонкостебельный), 1,2—1,5 (среднестебельный), более 1,5 мм (толстостебельный). *Листья* ланцетовидные, сидячие, цельнокрайные, расположены на стебле поочередно по винтовой линии и прикрепляются к нему под углом. Длина 15—30 мм, ширина 2—4 мм. *Цветок* пятичленный, правильный (рис. 66). Завязь пятигнездная с пятью продолговатыми рыльцами, которые окружены пятью тычинками. Венчик голубой, реже белый, лиловый или розовый; диаметр его 12—25 мм. *Плод*—округлая пятигнездная коробочка. Каждое гнездо разделено неполной перегородкой. В каждом полугнезде находится по одному семени, всего по 10 семян в коробочке. Коробочки мелкие — 6,2—8,3 мм длины и 5,7— 6,8 мм ширины, как правило, нерас-

трескивающиеся. *Семя* плоское, яйцевидной формы с суженным и слегка загнутым носиком, гладкое, блестящее (см. рис. 66). Длина 3—4,8 мм, ширина 1,5—2, толщина 0,5— 1,2 мм. Масса 1000 семян 4— 7 г.

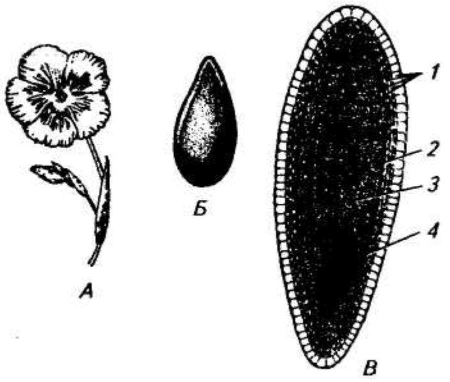


Рис. 66. Цветок (А) и семя льна: *Б*— общий вид семени, *В* — продольный разрез семени:
1 — оболочка; *2*— эндосперм; *3*— семядоля; *4*— зародыш

Рассмотрим подробнее строение семени, поскольку именно из него получают один из основных видов льнопродукции — льняное масло. Семя льна состоит из трех основных частей: оболочки, эндосперма и зародыша (рис. 66). Оболочка имеет шесть слоев: 1) кутикула, 2) эпидермис, 3) слой клеток воздухоносной паренхимы, 4) слой удлиненных склеренхимных клеток, обеспечивающих прочность оболочки, 5) двойной слой паренхимных клеток, содержащих крахмал, 6) пигментный слой, придающий семени коричневую окраску.

Характерное свойство оболочки семян льна — способность ослизняться при контакте с водой. Клейкое вещество, благодаря которому это происходит, образуется с внутренней стороны клеточной стенки эпидермальных клеток, заполняя собой весь просвет клеток. Это вещество сильно набухает, абсорбируя воду. Тонкие оболочки между эпидермальными клетками недостаточно эластичны, чтобы противостоять набуханию. Они разрываются, и наружный кутинизированный слой приподнимается и разрушается.

Под оболочкой семени расположен эндосперм — слой клеток, богатый белком и жиром, который обеспечивает питание зародыша во время его роста. У семян льна большая (основная) часть эндосперма потребляется при росте зародыша на материнском растении. Запасы питательных веществ, необходимых для роста проростка, откладываются в основном в запасающей паренхиме семядолей.

Самую внутреннюю часть семени занимает зародыш, который состоит из короткого корешка, двух семядольных листочков и расположенной между ними небольшой почечки (конуса нарастания). В зрелом семени остатки эндосперма и запасающие ткани зародыша лишены крахмала, они обильно заполнены алейроновыми зернами и жиром. Содержание жира составляет около 40 %.

6.2. Льняное волокно

6.2.1. Морфология льняного волокна

Волокно — растительная клетка, продольный размер которой значительно превышает поперечный, с заостренными концами и утолщенной клеточной стенкой. Растительные волокна выполняют чаще всего механическую функцию, придавая растительному органу прочность и эластичность. Волокна разных культур принадлежат к различным типам клеток и тканей, отличаются по составу, морфологии и свойствам; большинство растительных волокон, в том числе льняное, составляют часть склеренхимы — ткани, выполняющей опорную функцию.

В текстильной промышленности термин «волокно» употребляют обычно в несколько ином смысле, подразумевая не отдельные клетки, а весь волокнистый тяж (пучок); в этом случае индивидуальную клетку называют элементарным волокном. В дальнейшем изложении термин «волокно» используют в ботаническом понимании, т. е. как отдельную клетку.

Льняные волокна расположены в толще стебля, вдоль всей его длины и входят в состав луба (флоэмы) (рис. 67). Лубяные волокна расположены не сплошным кольцом, а разделены радиальными прослойками паренхимы на отдельные пучки. Число волокон в пучке на поперечном срезе составляет 10—30, число пучков на срезе — 20—40. Таким образом, число клеток волокон на поперечном срезе обычно равно 600—700, причем в нижней части стебля их количество примерно на 20 % меньше, чем в средней части.

Льняные волокна — длинные толстостенные клетки, имеющие веретенообразную форму. Волокна в пучке сдвинуты по длине относительно друг друга, в результате чего пучок кажется непрерывным по всей длине стебля. Кроме того, в пучке наблюдается спиральная скрученность волокон, степень которой может влиять на механические характеристики стебля и качество волокна. Длина элементарного волокна колеблется в среднем от 15 до 25 мм, а в отдельных случаях достигает более значительной величины

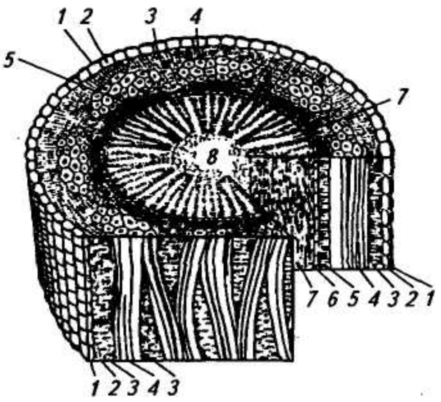


Рис. 67. Строение стебля льна:
1 — кутикула; *2* — эпидермис; *3* — паренхима; *4*— лубяные волокна; 5—флоэма; *6*— камбий; 7— ксилема; *8*— сердцевина

(125 мм). Размер волокон увеличивается от комля к верхушке. Диаметр клетки в средней части равен 20—25 мкм, в кончике — 4—6 мкм. Наиболее толстые волокна находятся в основании стебля. Коэффициент прозенхимности (соотношение между длиной и шириной клетки) волокна составляет примерно 1000. Форма поперечника волокна обычно овальная и округлая, иногда многоугольная.

Количество клеток лубяных волокон на поперечном срезе стебля составляет 6—7 % от общего числа клеток. При этом масса лубяных волокон достигает 30 % от массы стебля, поскольку остальные клетки имеют значительно более тонкие клеточные стенки.

6.2.2. Клеточная стенка — основная составляющая льняного волокна

Клеточная стенка — слой структурированного материала, расположенного снаружи от плазмалеммы. Ее толщина обычно составляет 0,1—1 мкм. Клеточная стенка зрелого льняного волокна имеет толщину в среднем 10 мкм и занимает до 90 % поперечного среза клетки. Она состоит из срединной пластинки (0,2—0,3 мкм), первичной и вторичной клеточных стенок. На поперечных срезах зрелых волокон первичная клеточная стенка практически не видна. Преобладающим слоем является вторичная клеточная стенка.

Во вторичной клеточной стенке имеется несколько слоев, отличающихся друг от друга светопреломлением. Они хорошо заметны на микрофотографиях поперечных срезов. Такая структура может быть связана с различной направленностью микрофибрилл целлюлозы в этих слоях, разной плотностью их упаковки или с другими свойствами. Микрофибриллы в слоях располагаются в виде противоположно направленных продольных спиралей с небольшим углом наклона к оси клетки; такая спиральная структура ламелл придает волокнам большую прочность. Однако о направленности микрофибрилл можно судить с определенностью только в наружном слое клеточной стенки. С помощью сканирующей микроскопии и после обработки медно-аммиачным реактивом на поверхности волокна можно увидеть полосы и штрихи, расположенные продольно с небольшим наклоном к его оси, направление которых соответствует ориентации микрофибрилл целлюлозы в наружном слое. Достоверных данных, позволяющих однозначно судить об ориентации микрофибрилл во внутренних слоях клеточной стенки льняного волокна, нет. На электронно-микроскопических фотографиях волокон на ультратонких срезах концентрическая слоистость обычно не выявляется.

Для волокон многих длинноволокнистых культур, в том числе льна, характерны местные изменения (деформации) структуры —

складки, сдвиги, вздутия, пережабины, закрученность. *Вздутия* — это местные расширения волокна; *пережабины* — местные его сужения; *закрученность* — лентообразный вид волокна при наличии перекрученных участков. Складки на выделенных волокнах, повторяющиеся через определенные промежутки, могут быть следами, оставленными соседними паренхимными клетками, а также следствием интрузивного роста, когда волокно изгибается, внедряясь между окружающими тканями. Характерной чертой структуры волокна являются сдвиги, наблюдаемые под микроскопом в виде вздутий и местных потемнений. Электронно-микроскопическое изучение сдвигов льняного волокна показало, что поперечные сдвиги — это местное лентообразное отклонение фибрилл, которое возникает в процессе роста. При механической и химической обработках в этих местах наблюдается разрыхление фибрилл и происходит ослабление волокна. Поэтому обилие сдвигов отрицательно сказывается на качестве волокна.

6.3. Онтогенез, рост и развитие растений

6.3.1. Фенологические фазы

Растение льна-долгунца однолетнее, вегетационный период длится 70—90 дней. Принято различать пять основных фаз развития льна-долгунца, которые характеризуются морфологическими изменениями или образованием новых органов: всходы, елочка, бутонизация, цветение и созревание. Кроме того, между фазами елочка и бутонизация выделяют период быстрого роста (рис. 68).

В *фазе всходов* лен имеет только семядольные листочки и небольшую почечку между ними, из которой впоследствии развивается все растение.

Елочка — фаза роста от образования первой пары настоящих листьев до периода быстрого роста. За это время растение достигает высоты 5—10 см и имеет 5—6 пар густо расположенных листьев. Общая продолжительность фаз всходов и елочки составляет 15—18 дней. Эти фазы характеризуются относительно медленным ростом стебля в высоту (по 0,3—0,6 см/сут). Однако у растений интенсивно развивается корневая система, создаются условия для развития стебля. Чем продолжительнее эта фаза, тем больше возможностей для последующего интенсивного роста стебля в высоту.

По окончании фазы елочки у растений льна наступает период быстрого роста. В этот период прирост стебля в высоту достигает 3—5 см/сут. Продолжительность периода быстрого роста состав-

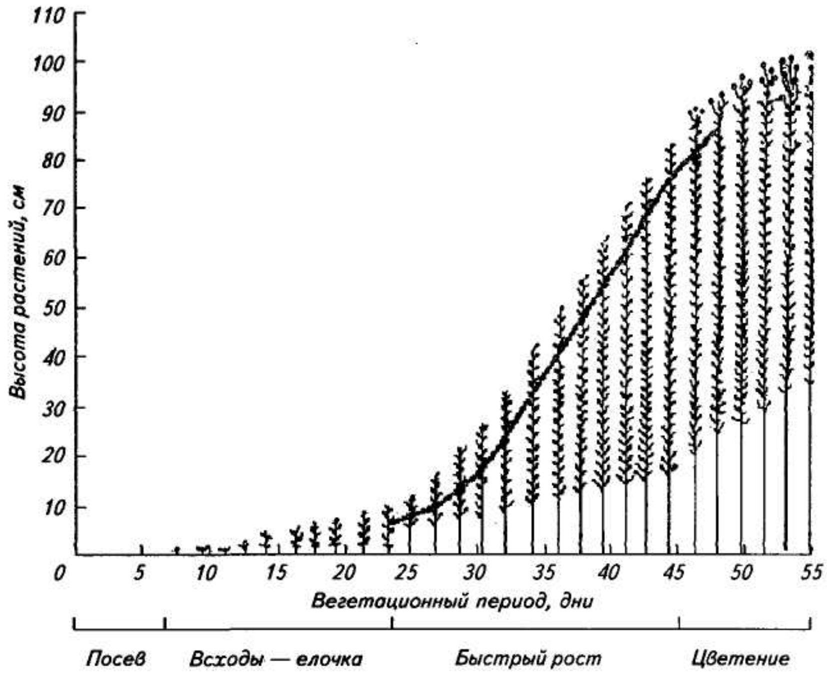


Рис. 68. Кривая роста растений льна-долгунца и перемещение точки слома

ляет 18—25 дней. В это время происходит реализация потенциальных возможностей роста льна. В период быстрого роста дифференцируется основное количество лубяных волокон, происходит их удлинение до окончательных размеров. В дальнейшем масса волокна увеличивается только за счет утолщения клеточных стенок.

В *фазе бутонизации* закладываются генеративные органы, прирост растений в высоту значительно ослабевает и происходит только благодаря росту соцветия; дифференциация и рост волокон прекращаются.

В *фазе цветения* происходят раскрытие и оплодотворение цветков. Рост растений совершенно прекращается. Продолжительность этой фазы 6—14 сут.

Фаза созревания характеризуется формированием семян. В этой фазе различают четыре степени спелости: зеленую, раннюю желтую, желтую и полную. Уборку льна на волокно приурочивают к ранней желтой спелости, поскольку позднее происходит одревеснение тканей стебля и срединных пластинок волокон, что негативно сказывается на качестве технического волокна.

6.3.2. Точка слома — морфологический индикатор изменения стадии развития волокна

В период быстрого роста на стебле льна легко различается область, где резко изменяются его механические свойства. Выше этой точки, получившей название *точки слома,* стебель легко ломается, в то время как ниже нее для этого требуется значительное усилие. Изменение связано с клетками лубяных волокон, которые вступают в следующую фазу формирования клеточной стенки (см. главу 6.4.3). По мере роста растений точка слома перемещается вверх по стеблю (см. рис. 68). Расстояние от апекса до точки слома обычно составляет 5—7 см. В фазе бутонизации точка слома постепенно исчезает.

6.3.3. Кривая роста и динамика изменения сухой массы

Динамика роста и накопления сухой массы растения в онтогенезе имеет вид S-образной кривой (см. рис. 68, табл. 37). В фазах всходы и елочка сухая масса увеличивается медленно и к началу быстрого роста составляет 80—120 мг. Сухая масса у растений различных сортов в эти фазы различается очень мало. Быстрое увеличение сухой массы растений происходит в период быстрого роста; она достигает максимума в фазе зеленой спелости и составляет от 350 до 1000 мг (в среднем <— 500 мг). Среднесуточный прирост в период быстрого роста растений составляет 10—22 мг на одно растение. Суммарное накопление сухой биомассы растения определяется в основном приростом биомассы стебля, а не листьев.

37. Изменение сухой массы растений в процессе развития льна, мг

Фаза (период) развития растения	Листья	Стебель	Метелки	Все растение
Елочка	20	14	—	34
Начало быстрого роста	35	55	—	90
Быстрый рост	90	229	—	319
Цветение	100	491	—	591
Зеленая спелость	46	706	155	907
Желтая спелость	Отсутствуют	611	174	785

6.4. Морфофизиология образования волокна

Лубяные волокна в своем развитии проходят следующие этапы: дифференциацию; удлинение (координированный и интрузивный рост); утолщение клеточной стенки и созревание. Эти этапы разграничены как во времени, так и в пространстве (рис. 69,*1).*

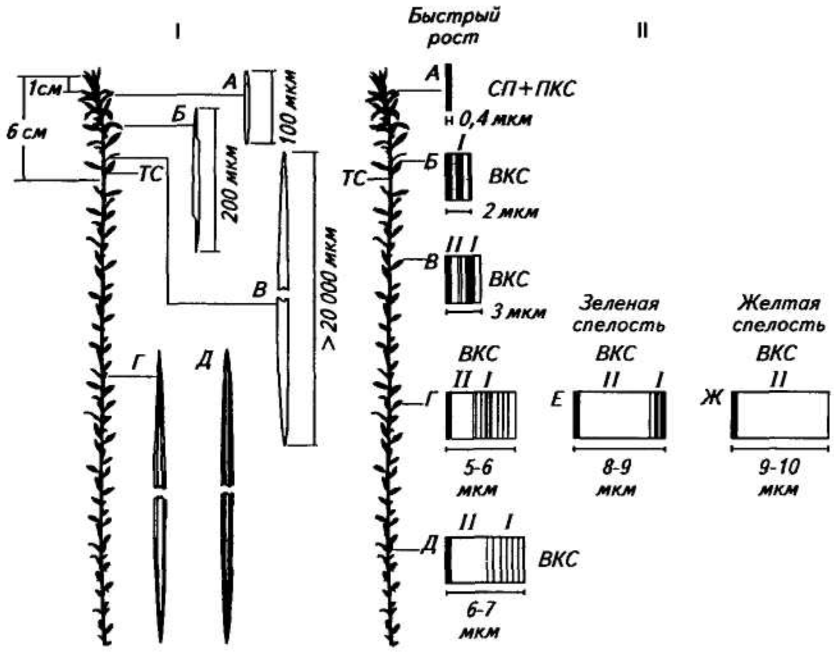


Рис. 69. Этапы формирования элементарного волокна (I):
А — координированный рост волокна; *Б, В* — стадии интрузивного роста; *Г, Д*— стадии утолщения клеточной стенки. ТС — точка слома
и клеточной стенки волокна льна (II):
А — первичная клеточная стенка (ПКС) и срединная пластинка (СП) *тиш,* *Б*— начало формирования вторичной клеточной стенки (ВКС), *В*— образование двух слоев вторичной клеточной стенки (I — *^ш,* II — i=i), У—Ж—последующие стадии созревания — уменьшение толщины слоя I. *А—Д*— период быстрого роста. На примере волокна из средней части стебля показано его дальнейшее развитие в фазе зеленой *(Е)* и желтой *(Ж)* спелости

6.4.1. Дифференциация волокон

Волокна льна по происхождению являются первичными, образующимися в конусе нарастания стебля из первичной меристемы. Лубяные волокна льна образуются из прокамбия и составляют элементы протофлоэмы. В ходе развития ситовидные трубки и клетки-спутники первичной флоэмы разрушаются, а клетки волокон становятся шире и длиннее. Когда следы проводящих элементов исчезают, остатки протофлоэмы представляют собой однородную ткань, состоящую из одного типа клеток — молодых волокон. На продольных срезах молодые волокна можно идентифицировать на расстоянии 0,5 мм от апекса на уровне 4—5-го примордия.

6.4.2. Удлинение волокон

В начале своего развития волокна, находящиеся в апикальной области стебля (несколько верхних миллиметров), растут скоординированно со всеми окружающими тканями. Такой тип роста называют *координированным.* Межклеточные контакты при этом не нарушаются, и волокна связаны с соседними клетками плазмодесмами. На стадии координированного роста волокна становятся длиннее, чем клетки окружающих тканей, за счет более раннего прекращения делений. Для этой стадии роста волокон характерны вытянутая прямоугольная форма и тупые закругленные концы. На стадии координированного роста клетки лубяных волокон не достигают большой (100—200 мкм) длины и имеют диаметр 4—7 мкм.

В дальнейшем большинство тканей стебля перестает расти, а лубяные волокна продолжают удлиняться, внедряясь концами между соседними клетками. Такой тип роста называют *интрузивным.* Наряду с удлинением волокна увеличиваются в диаметре с 7 до 15—25 мкм. Для лучшего проникновения между клетками их кончики заостряются и из-за механического сопротивления окружающих тканей часто становятся искривленными. Клетки волокон растут всей поверхностью (поверхностный, или диффузный, рост). При этом неизбежно нарушаются контакты между клетками и разрушаются плазмодесмы.

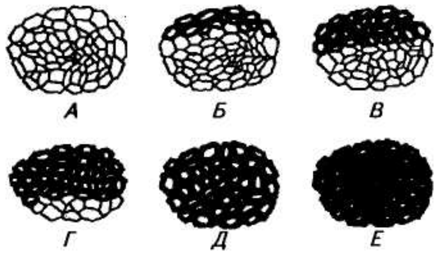
Удлинение всех волокон завершается выше точки слома. Ниже нее происходят только утолщение клеточной стенки и ее модификация, приводящая к созреванию волокна. Зная, что скорость роста растений в период быстрого роста составляет несколько сантиметров в день, можно рассчитать продолжительность различных стадий роста лубяного волокна. Координированный рост занимает несколько часов, интрузивный — около двух дней, а утолщение и созревание клеточной стенки — до окончания вегетации, т. е. почти два месяца. Хотя основная масса волокна формируется на стадии утолщения клеточной стенки, скорость процесса образования компонентов клеточной стенки высока и в период удлинения.

6.4.3. Утолщение клеточной стенки и созревание волокон

Формирование вторичной клеточной стенки в некоторых волокнах начинается уже выше точки слома, охватывая в первую очередь волокна, расположенные в наружной части пучка (рис. 70). Оно происходит неравномерно по длине волокна, начиная с его средней части.

На электронно-микроскопических фотографиях видно, что вторичная клеточная стенка в начале своего формирования имеет характерную полосатую структуру, где темные полосы чередуются

Рис. 70. Последовательные стадии утолщения клеточных стенок в пучке лубяных волокон (пояснения даны на рис. 69)



со светлыми участками. Позднее вторичная клеточная стенка выглядит двухслойной: в наружной части образуется светлый слой, имеющий в отличие от полосатого внутреннего тонкофибриллярную структуру. Именно возникновение такого слоя вторичной клеточной стенки и определяет изменения механических свойств стебля в точке слома. По мере созревания волокна внутренний слой постепенно уменьшается и в зрелом волокне исчезает. Такое изменение структуры вторичной клеточной стенки может быть связано с постсинтетическими изменениями составляющих ее полимеров (характера связей, степени гидратации), приводящими к уплотнению клеточной стенки в процессе созревания волокна.

Структура клеточной стенки волокон, находящихся в разных участках стебля растения в период быстрого роста (А—Д), изображена на рисунке 69 II. На примере волокна из средней части стебля показана дальнейшая модификация клеточной стенки (Е, Ж), которую последовательно претерпевают все волокна на следующих фазах развития растений.

Если во время своего роста волокна увеличиваются и в толщину (увеличивается объем цитоплазмы и вакуоли), то с началом образования вторичной клеточной стенки увеличение диаметра волокна незначительно. Утолщение клеточной стенки неизбежно приводит к сокращению объема протопласта: в конце развития почти весь люмен клетки заполняется клеточной стенкой. Уменьшение объема протопласта происходит частично за счет постепенной деградации цитоплазмы, но в основном благодаря уменьшению величины центральной вакуоли. Излишек мембран, образующийся в результате этого процесса, а также экзоцитоза полисахаридов матрикса клеточной стенки скапливается в периплазматическом пространстве в виде пузырьков и трубочек. Извилистый контур плазмалеммы и наличие мембранных структур в периплазме — характерные особенности ультраструктуры волокон льна. Излишки тонопласта могут накапливаться внутри вакуоли.

Й период утолщения клеточной стенки цитоплазма в волокне распределена неравномерно: на одних участках она имеет вид узкого слоя между стенкой и центральной вакуолью, которая занимает основную часть полости клетки, на других участках, в том числе в кончиках, цитоплазма образует скопления со многими органеллами и центральная вакуоль отсутствует. В целом волок-

на более насыщены цитоплазмой, чем смежная коровая паренхима. Протопласт в волокне сохраняется долгое время вплоть до фазы желтой спелости. Однако цитоплазма расположена тонким пристенным слоем и имеет признаки деградации — аппарат Гольджи теряет активность, происходит просветление матрикса митохондрий, наблюдаются мультивезикулярные тела в вакуоли и периплазме. К фазе полной спелости люмен волокна сильно сужается, и протопласт отмирает. Механизмы и регуляция этого процесса, во многом определяющего наличие цитоплазматических «примесей» в зрелом волокне, у льна практически не изучены.

6.4.4. Значение периода быстрого роста растений для формирования волокна

Ключевым для формирования лубяных волокон этапом в развитии растений льна является период быстрого роста. В это время на растущем стебле льна можно найти волокна, находящиеся на всех основных этапах формирования (см. рис. 69, I). Дифференциация и удлинение всех клеток лубяных волокон заканчиваются в период быстрого роста. Поэтому все характеристики качества урожая, которые зависят от количества клеток волокон и их длины, определяются уже на стадии быстрого роста и в дальнейшем не могут быть изменены. На более поздних этапах развития апикальная меристема перестраивается на формирование соцветий, точка слома исчезает, в клетках волокон происходят лишь процессы утолщения клеточных стенок и созревания волокон.

6.5. Состав льняного волокна

Основную массу (85—87 %) льняного волокна составляют полисахариды клеточной стенки. Полисахариды — полимеры, состоящие из различных моносахаридов. Наиболее распространенными мономерами в полисахаридах растительной клеточной стенки являются глюкоза, галактоза, манноза, рамноза, фруктоза, которые содержат 6 атомов углерода, а арабиноза и ксилоза — 5 атомов углерода. В отличие от нуклеиновых кислот и белков, где все мономеры связаны между собой одним и тем же типом связи с участием одних и тех же атомов, каждый моносахарид способен образовать связь с участием разных атомов углерода. Разнообразие в типах мономеров и в положениях, по которым осуществляется связь между ними, приводит к необоз-

римому множеству полисахаридных структур. Характеризуя полисахарид, необходимо указать: 1) из каких мономеров он состоит; 2) D- или L-форма сахара; 3) по каким номерам атомов углерода осуществляется связь; 4) тип связи (а- или р-); 5) форму молекулы (линейная или разветвленная); 6) степень полимеризации. Степень полимеризации полисахаридов клеточной стенки может различаться у разных молекул одного и того же полимера. Современные модели клеточной стенки высших растений изображают ее как сложную многокомпонентную систему, основу которой составляют три типа полисахаридов: целлюлоза; поперечно-связывающие гликаны (раньше их называли гемицеллюлозы); пектиновые вещества. Их соотношение в зрелом льняном волокне составляет 75 : 10: 15. Состав волокна существенно изменяется в ходе его формирования, например, в молодых клетках содержание целлюлозы значительно ниже (30 %).

6.5.1. Целлюлоза

Основной компонент льняного волокна — целлюлоза, молекулы которой устроены, казалось бы, простейшим способом. Они представляют собой линейные цепочки гомополимера, т. е. полимера, состоящего из мономеров одного типа. Мономером целлюлозы является р-D-глюкоза. Все остатки глюкозы соединены между собой одним типом связи с участием первого атома углерода одной молекулы глюкозы и четвертого атома углерода следующей молекулы. Таким образом, химическое название целлюлозы Р-1,4-Б-глюкан. Степень полимеризации молекул целлюлозы в льняном волокне составляет около 10 тыс.

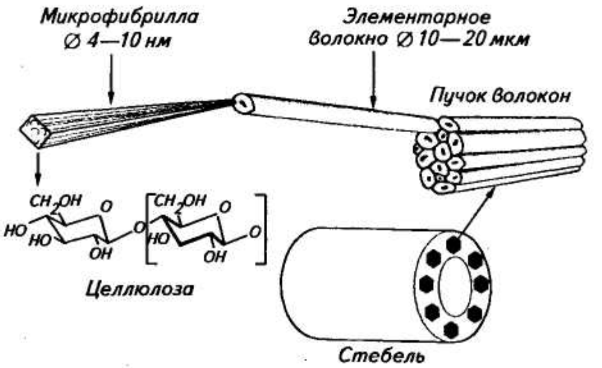


Рис. 71. Уровни организации льняного волокна

Молекулы целлюлозы существуют в клеточной стенке не каждая сама по себе, а в виде надмолекулярных образований, называемых *микрофибриллами.* Микрофибрилла (диаметр 10 нм) состоит в поперечнике из нескольких десятков молекул целлюлозы. Внутри микрофибриллы молекулы целлюлозы начинаются и кончаются в разных местах, поэтому микрофибрилла в целом имеет большую длину. Микрофибрилла образуется за счет многочисленных водородных связей между молекулами целлюлозы. Многочисленные микрофибриллы целлюлозы образуют в клеточной стенке слои. Характерной чертой целлюлозы льняного волокна является высокая упорядоченность ее структуры с образованием кристаллических участков (рис. 71).

6.5.2. Нецеллюлозные полисахариды

Нецеллюлозные полисахариды в значительной степени определяют специфику свойств льняного волокна и отличают его, например, от хлопкового аналога, который практически полностью состоит из целлюлозы. Они играют важную роль в детерминации водопоглотительной способности, набухания, эластичности. Номенклатура этих полимеров построена так, что последним в слове называются моносахариды, из которых сформирован остов молекул, а перед ним ставят названия тех моносахаридов, которые встроены в боковые цепочки. Простой перечень идентифицированных полисахаридов клеточной стенки показывает, насколько сложно она устроена. В клеточной стенке льняных волокон обнаружены ксилоглюкан, глюкуроноксилан, глюко(галакто)маннан, арабиногалактан, арабинан, полигалактуроновая кислота, рамногалактуронан и др. (табл. 38). На этапе формирования волокон в них присутствует особый полисахарид — высокомолекулярный га-лактан. Не исключено, что будут идентифицированы и другие полисахариды.

Нецеллюлозные полисахариды клеточной стенки разделяют на две группы. К первой группе относят *нейтральные полисахариды,* большинство из которых связывают между собой микрофибриллы целлюлозы (так называемые поперечно связывающие гли-каны). Вторая группа включает полисахариды, содержащие модифицированные сахара — уроновые кислоты, которые придают полимеру отрицательный заряд; их называют *пектиновые вещества.* Деление на группы общепринято, но достаточно условно, поскольку некоторые полисахариды, традиционно относимые к нейтральным, содержат небольшое количество уроновых кислот (например, глюкуроноксилан). Вместе с тем пектиновые вещества иногда содержат нейтральные боковые цепочки, многократно превышающие по массе отрицательно заряженный остов молекулы.

38. Нецеллюлозные полисахариды волокон льна

Полисахарид	Моносахариды остова, тип связи между ними, место ветвления	Моносахариды боковых цепочек, тип связи между ними	Примечания
Ксилоглюкан	D-глюкоза, β-1,4, ветвление С-6	D-ксилоза, β-1,2	Кси3Глю4
Ксилан	D-ксилоза, β-1,4, ветвление С-6	Одиночная D-глюкуроновая кислота	
Рамногалактуронан I	L-рамноза, D-галактуроновая кислота, звенья (4-α-ГалУК-1,2-α-Рам-1), ветвление С-4 рамнозы	—	—
Арабиногалактан	D-галактоза, β-1,3, ветвление С-6	L-арабиноза	—
Полигалактуроновая кислота	D-галактуроновая кислота, α-1,2	—	—
Арабинан	L-арабиноза, α-1,5	L-арабиноза	Может являться боковой цепочкой рамногалак-туронана
Глюко(галакто)-маннан,	D-манноза, Р-1,4	D-глюкоза, D-галактоза	—
Галактан	D-галактоза, β-1,4, ветвление С-2 или С-3	Одиночная D-галактоза	Степень полимеризации > 10 тыс., водорастворим, присутствует только в клетках волокон и только на определенной стадии их развития

Остов молекул поперечно связывающих гликанов устроен по тому же принципу, что и молекулы целлюлозы. Но к этому остову с определенной периодичностью добавлены боковые ответвления, которые нарушают линейность молекулы полисахарида. Другим способом получения изгибов молекулы является чередование типов связи мономеров внутри нее. В результате получается изогнутая во многих местах молекула, содержащая линейные участки. Этими линейными участками молекулы поперечно связывающих гликанов взаимодействуют как с молекулами целлюлозы, так и между собой. В результате формируется прочная сеть, состоящая из двух типов молекул: целлюлозы и поперечно связывающих гликанов.

В роли поперечно связывающих гликанов у разных организмов выступают различные полисахариды. У двудольных основным

поперечно связывающим гликаном является ксилоглюкан, т. е. полисахарид, остов которого построен из глюкозы, а боковые цепочки — из ксилозы. Этот полимер содержится и в волокнах льна. Наряду с ним функции поперечно связывающих гликанов в волокне выполняют, вероятно, глюкуроноксилан и глюко(галакто)-маннан.

Пектиновые вещества — полисахариды, образованные остатками главным образом галактуроновой кислоты. Полигалактуроновая кислота — гомополимер из остатков галактуроновой кислоты, связанных а-1,4-связью. Во многом благодаря наличию полигалактуроновой кислоты (в отличие от нейтральных полисахаридов) клеточная стенка имеет отрицательный заряд и ведет себя как нерастворимый полианион.

Рамногалактуронан I — гетерополимер, остов которого состоит из рамнозы и галактуроновой кислоты. К остаткам рамнозы могут быть присоединены различной длины цепочки арабиногалактанов, арабинанов и галактанов. Типы боковых цепочек рамногалактуронана в значительной степени определяют пористость клеточной стенки, ее заряд, pH и баланс ионов.

В льняном волокне присутствуют и полигалактуроновая кислота, и рамногалактуронан I. Они локализованы главным образом в срединной пластинке. Однако часть (40 % уроновых кислот) пектиновых веществ волокна очень прочно связана с целлюлозой, а значит расположена в глубинных слоях клеточной стенки. Поэтому в технологиях, где необходима чистая целлюлоза с ненарушенной структурой, льняное волокно вряд ли пригодно.

Количественно оценить содержание различных полисахаридов в клеточной стенке непросто. Это связано со сложностями разделения индивидуальных полисахаридов и характеристики разнообразных связей между мономерами. Традиционным приемом является гидролиз полисахаридов до мономеров и определение соотношения между ними. Моносахаридный состав полисахаридов клеточной стенки зрелых волокон льна (до мочки) следующий (моль %): рамноза — 0,2, арабиноза — 0,6, галактоза — 3,9, глюкоза — 83,2, ксилоза — 1,9, манноза — 4,8, уроновые кислоты — 5,4. Необходимо помнить, что один и тот же моносахарид может входить в состав нескольких разных полисахаридов. Например, в волокнах льна глюкоза входит в состав целлюлозы и ксилоглюкана, ксилоза — в состав ксилоглюкана и глюкуроноксилана. Методы, позволяющие установить типы связей между мономерами и идентифицировать полисахарид, к сожалению, не могут служить основой для количественной оценки, поэтому содержание индивидуальных полисахаридов в клеточной стенке волокон льна остается невыясненным, как, впрочем, у большинства других растительных объектов.

Еще сложнее определить взаиморасположение различных полисахаридов в клеточной стенке и их локализацию в различных слоях. Основной используемый при этом подход — иммуноцитохимия. Есть и другие, более косвенные подходы. По результатам обработки волокна экзогенными ферментами, гидролизующими полисахариды, можно сделать вывод, что ксилоглюкан и глюкуроноксилан расположены в глубине клеточной стенки и недоступны для воздействия индивидуальных экзогенных ферментов.

Важнейшее свойство клеточной стенки — ее мозаичность, т. е. неоднородность различных участков, составляющая основу для четко локализованных реакций в клеточной стенке. Мозаичность клеточной стенки хорошо выявляется при использовании иммунохимических методов окрашивания, без них ее трудно обнаружить. Особые свойства участков клеточной стенки определяются иногда нюансами в строении полимеров, например степенью метилирования уроновых кислот в пектиновых веществах. Известно, что в льняном волокне мозаично расположены специальные «довески» на некоторых полисахаридных цепочках — молекулы феруловой кислоты. Характеристика мозаичности клеточной стенки льняных волокон, безусловно, требует дальнейших исследований, тем более что она может служить основой многих процессов, наблюдаемых при переработке льна.

Особый полисахарид клеточной стенки волокон льна — высокомолекулярный β-1,4-D-галактан. Этот полимер примечателен тем, что при степени полимеризации, сравнимой с таковой у целлюлозы, он является водорастворимым соединением. Однако еще больший интерес вызывает то, что, во-первых, это тканеспецифичный полимер и в стебле льна содержится только в клетках лубяных волокон, а во-вторых, он присутствует только на определенной стадии развития волокна. Синтез тканеспецифичного галактана начинается в точке слома; выше нее (т. е. в удлиняющихся волокнах) этот полимер не обнаружен. Судя по динамике и локализации синтеза, тканеспецифичный галактан принимает участие в процессах созревания клеточной стенки волокна. Он появляется в тот момент, когда начинается формирование особой структуры клеточной стенки, которая на электронно-микроскопических снимках выглядит как тонкофибриллярная. В дальнейшем галактан подвергается модификации и (или) гидролизу и в зрелом волокне не обнаруживается. В зрелом волокне присутствуют полисахариды, которые могут быть остатками этого высокомолекулярного полимера. Разработка подходов к изменению метаболизма тканеспецифичного галактана исключительно важна как для понимания его функции и механизма действия, так и для модификации качества льняного волокна.

6.5.3. Лигнин и другие фенольные соединения

Клеточные стенки высших растений содержат, помимо сложных полисахаридов и белков, фенольные соединения, которые обычно подразделяют на лигнин и оксикоричные кислоты. Содержание этих соединений особенно велико в древесных растениях, где оно достигает 50 % от сухой массы клеточных стенок. Согласно общим представлениям, лигнин — это гетерополимер, образующийся из трех основных мономеров: n-кумарового, кониферилового и синапового спиртов, называемых монолигнолами. Он является одним из самых стабильных органических соединений и трудно поддается экстракции из растительных тканей. Монолигнолы могут быть соединены между собой в молекуле лигнина разнообразными эфирными и углеродуглеродными связями. Оксикоричные кислоты, в основном феруловая и n-кумаровая, образуют эфирные связи с различными полимерами клеточных стенок, придавая клеточной стенке дополнительную прочность.

В волокнах льна содержание лигнина очень низкое — 0,5 % и менее. Ранее использовавшиеся методы давали завышенную оценку (2—5 %). Вторичная клеточная стенка льняного волокна не лигнифицируется. В конце вегетации лигнин откладывается в срединных пластинках волокон и углах клеток, при этом лигнификация затрагивает (неизвестно, по какому принципу) лишь часть волокон. При излишней лигнификации качество волокна снижается, что является одной из причин сбора урожая льна на волокно до полного созревания семян.

Содержание еще одного типа фенольных соединений клеточной стенки — оксикоричных кислот (преимущественно феруловой кислоты) еще меньше —около 0,1 %. Однако даже в такой низкой концентрации и лигнин, и оксикоричные кислоты существенно влияют на свойства волокна.

6.5.4. Липиды, воск и другие органические соединения

Содержание различных липидных соединений и воска в льняном волокне около 1,5 %. Эти вещества существенно влияют на органолептические свойства волокон. Около 1 % массы клеточной стенки составляют белки, которые пока слабо охарактеризованы. Среди них присутствуют как структурные белки клеточной стенки, так и ферменты, участвующие в ее метаболизме. Экстрактивные низкомолекулярные вещества, среди которых различные флавоноиды, гликозиды, органические кислоты, жирные кислоты и др., составляют 2—4 % массы волокна.

6.5.5. Неорганические соединения

Общее содержание неорганических соединений в лубяных волокнах около 1 %. Они распределяются следующим образом: P_2O_5-2,9%, K_2O-17, CaO-49,2, MgO-3,1, Mn_2O_3-0,9, SiO_2 - 12,6, SO_3 - 3,9, Fe_2O_3 + $A1_2O_3$ - 7,7, Cl - 0,2 % от чистой золы.

6.6. Фотосинтетическая деятельность

Рассмотрим важнейшие показатели, характеризующие фотосинтетическую деятельность растений льна в ходе онтогенеза.

6.6.1. Динамика формирования поверхности листьев, индекс листовой поверхности, фотосинтетический потенциал

От всходов до начала периода быстрого роста растение достигает высоты 12 см и имеет площадь листьев 3—5 см^2. В период быстрого роста суммарная площадь листьев быстро возрастает (за счет увеличения числа листьев) и достигает максимума в фазе бутонизации — начала цветения (от 20 до 90 см^2 у разных сортов). К фазе желтой спелости площадь поверхности листьев снижается за счет их отмирания.

Известно, что растения с узкими листьями, расположенными вертикально и равномерно по длине стебля, имеют высокий ИЛП (8—10). Растение льна имеет именно такую архитектонику, а индекс листовой поверхности колеблется от 2,5 до 13.

Поверхность стебля льна начинает вносить свой вклад в формирование фотосинтетического поверхностного потенциала с момента всходов. Это отличает лен от многих культурных растений, у которых стебель формирует поверхность позднее. В фазе елочки поверхность стебля составляет 37 % от общей поверхности растения, а в фазе зеленой спелости — более 60 % (рис. 72).

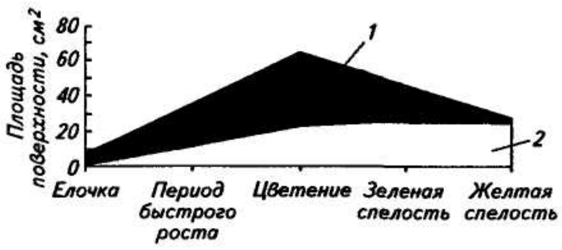


Рис. 72. Площадь фотосннтезнрукмцей поверхности листьев (/) и стебля (2) растений льна в онтогенезе

6.6.2. Содержание хлорофилла

Максимальное общее содержание хлорофилла в листьях льна наблюдается в фазе цветения (табл. 39). Особенностью льна является более медленное накопление хлорофилла в период быстрого роста по сравнению с накоплением сухой массы: содержание его в листьях увеличивалось в 4 раза, тогда как сухая масса листьев возрастала в 5 раз. Именно поэтому в период быстрого роста отмечается снижение содержания хлорофилла, рассчитанное на грамм сухой массы листьев. В фазе зеленой спелости этот показатель значительно увеличивается, что объясняется скорее потерей большой части листьев в это время, чем убылью хлорофилла из них. У льна содержание хлорофилла в растении варьирует от 0,8 до 2,8 мг/раст.

39. Динамика содержания хлорофилла в листьях в процессе развития льна

Фаза (период) развития растения	Содержание хлорофилла	
	мг/лист	мг/г сухой массы листьев
Елочка	0,210	10,5
Быстрый рост	0,686	7,6
Цветение	0,900	9,0
Зеленая спелость	0,810	17,5

У льна-долгунца, как и у всех травянистых растений, содержат хлорофилл и фотосинтезируют не только листья, но и стебли, а начиная с фазы бутонизации и репродуктивные органы — метелки. Вклад нелистовых органов в содержание хлорофилла в фазе цветения — зеленой спелости в целом растении увеличивается.

6.6.3. Интенсивность фотосинтеза

Лен-долгунец имеет сравнительно невысокую интенсивность фотосинтеза. Ее значения максимальны в фазе цветения — зеленой спелости (табл. 40).

40. Показатели фотосинтетической деятельности

Фаза развития растения	Орган растения	Содержание хлорофилла		Интенсивность фотосинтеза		Ассимиляционное число, мг CO_2/(мг хлорофилла- ч)
		мг/орган растения	%	(мг CO_2 / орган растения • ч)	%	
Период быстрого роста	Листья	0,686	82	0,82	82	1,2
	Стебель	0,150	18	0,18	18	1,2
	Все растение	0,836	100	1,00	100	1,2
Зеленая спелость	Листья	0,810	29	0,75	34	0,9
	Стебель	1,300	47	0,53	24	0,4
	Метелки	0,670	24	0,92	42	1,4
	Все растение	2,780	100	2,20	100	0,9

В период быстрого роста основные фотосинтезирующие органы — листья, хотя стебель также вносит довольно значительный вклад в фотосинтез всего растения. В фазе зеленой спелости интенсивность фотосинтеза целого растения выше, чем в период быстрого роста, поскольку растение имеет и максимальную массу, и более высокое содержание хлорофилла по органам. Несмотря на все еще высокую интенсивность фотосинтеза листьев, их вклад в фотосинтез целого растения снижается с 82 до 34 %. Самый высокий относительный вклад в фотосинтез растения вносят метелки.

В период быстрого роста ассимиляционные числа у листьев и стеблей одинаковы, а в фазе зеленой спелости, несмотря на более высокое содержание хлорофилла в них, эффективность его работы в отличие от метелок становится ниже.

Несмотря на то что индивидуальное растение льна-долгунца имеет невысокие значения интенсивности фотосинтеза, у посева льна более высокие величины КПД ФАР (3,61 %) по сравнению с большинством других сельскохозяйственных культур (1,9—2,7 %). Это объясняется высокими показателями энергетической эффективности фотосинтеза нижних (затененных) листьев растений в посевах с высоким ИЛП.

6.6.4. Чистая продуктивность фотосинтеза

Значения ЧПФ у льна за вегетационный период колеблются при различных условиях выращивания от 1 до 22 г/(м^2 • сут), что вполне соизмеримо с величинами ЧПФ, рассчитанными для других культурных растений. Наиболее высокие значения ЧПФ обычно наблюдают в период быстрого роста (табл. 41).

41. Изменение ЧПФ в онтогенезе

Период определения ЧПФ	ЧПФ	
	г/(м^2·сут)	мг сухой массы растения/мг хлорофилла в растении за 1 сут
Всходы — елочка	7,0	13,1
Елочка — цветение (быстрый рост)	10,5	15,0
Цветение — зеленая спелость	7,6	8,3

В последние годы появляется все больше данных о более тесной корреляции продуктивности сельскохозяйственных растений с содержанием хлорофилла в них, чем с площадью ассимилирующей поверхности. Имея в виду это обстоятельство, определяют также ЧПФ в миллиграммах сухой массы на миллиграмм хлорофилла за сутки, которая снижается по мере старения растений.

6.7. Интенсивность и направленность оттока ассимилятов

Ниже точки слома стебель льна легко разделяется вдоль на наружную и внутреннюю части. Разделение происходит по внутренней поверхности лубяных пучков. Внутренняя часть стебля представлена в основном ксилемой и является гетеротрофной. В наружной части стебля, куда входят лубяные волокна, почти все ткани содержат активно функционирующие хлоропласты.

Через 1 сут после двухминутного фотосинтеза целых растений льна в атмосфере $^{14}CO_2$ происходит существенное перераспределение метки по органам (табл. 42). В период быстрого роста единственным донором ассимилятов служат листья. Через 1 сут после фотосинтеза с $^{14}CO_2$ из них экспортируется 66 % меченых ассимилятов. Все транспортируемые из листьев ассимиляты поступают в стебель, причем основным их акцептором являются внутренняя часть стебля — ксилема (62 %) и растущая верхушка стебля (32 %); наружная (содержащая лубяные волокна) часть акцептор весьма слабый: в него попадает всего 7 % оттекших из листа ассимилятов.

42. Перераспределение метки по органам растений через 1 сут после двухминутной экспозиции целых растений льна в атмосфере $^{14}CO_2$ (тыс. имп/мин)

Орган и часть растения	Период быстрого роста		Фаза зеленой спелости	
	2 мин	24 ч	2 мин	24 ч
Листья	408	139	372	73
Стебель, в том числе:	92	361	271	370
верхушка	54	139	Нет верхушки	
«волокно»	38	56	271	125
«ксилема»	0	166	0	245
Метелка	Нет метелки		457	657

Примечание. Верхушка — верхняя часть стебля до точки слома; «волокно» — наружная часть стебля ниже точки слома, содержащая эпидермис, коровую паренхиму, лубяные волокна; «ксилема» — внутренняя часть стебля ниже точки слома, состоящая в основном из ксилемы, но содержащая камбий, сосуды флоэмы и сердцевину.

На более поздних стадиях развития растений донорно-акцепторные отношения изменяются. Донором ассимилятов, кроме листьев, становится и наружная часть стебля. В фазе зеленой спелости из листьев экспортируется 80 % образовавшихся в них ассимилятов, из луба — 54 %. Наружная часть стебля не только обеспечивает свои потребности за счет собственного фотосинтеза, но и экспортирует значительную их часть. Основными акцепторами продуктов фотосинтеза, образовавшихся в листьях и наружной

части стебля, являются ксилема (55 %) и метелка с коробочками (45 %). Метелка для своего роста и развития в значительной степени использует собственные ассимиляты, образованные в процессе фотосинтеза.

Возникает вопрос, за счет каких ассимилятов образуются лубяные волокна. Судя по тому, что радиоактивность содержащей эти клетки части стебля не возрастает со временем, волокна если и используют часть ассимилятов листьев, то очень небольшую. Основными источниками ассимилятов для образования льняного волокна, по крайней мере на этапе утолщения его клеточной стенки, служат либо собственные хлоропласты волокна, либо клетки окружающей коровой паренхимы.

6.8. Дыхание

В расчете на единицу сухой массы листья и стебель льна имеют самые высокие значения интенсивности темнового дыхания в фазе елочки, за исключением ИД репродуктивных органов в фазе цветения (рис. 73). Стебель льна по сравнению с листьями отличается более низкой интенсивностью темнового дыхания. В дальнейшем дыхательная активность этих органов уменьшается, однако даже у начавших желтеть листьев она не падает ниже 5 мг/(г сухой массы • ч).

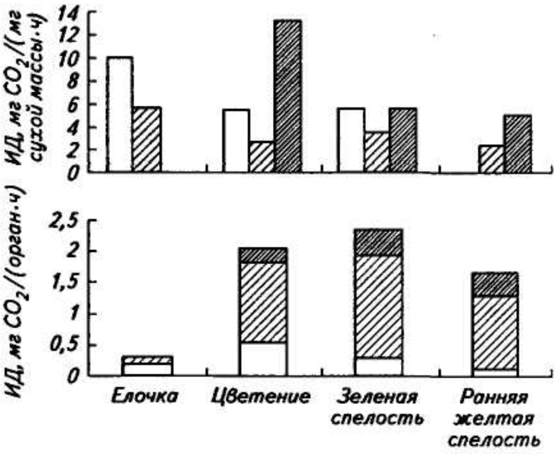


Рис. 73. Интенсивность темнового дыхания различных органов в онтогенезе льна: □ — листья; ЕЗ — стебель;·— репродуктивные органы

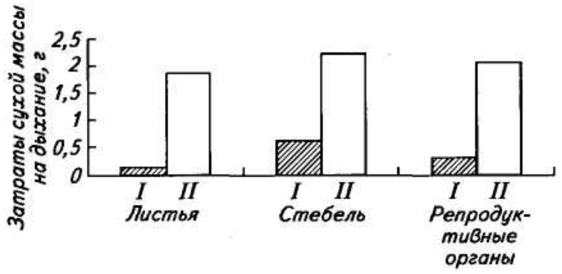


Рис. 74. Затраты на дыхание на рост (I) и дыхание на поддержание (II) отдельных органов растений льна за вегетационный период

В отличие от интенсивности темнового дыхания, рассчитанной на единицу массы, интенсивность темнового дыхания в расчете на всю массу растения имеет самые высокие значения в фазе зеленой спелости, при этом основной вклад вносит дыхание стебля (1,6 мг CO_2/ч). Лен характеризуется довольно высокими величинами интенсивности темнового дыхания репродуктивных органов.

Расчетные показатели затрат на дыхание на рост и дыхание на поддержание свидетельствуют, что у льна затраты на дыхание роста листьев, стебля и репродуктивных органов составляют соответственно 5, 22 и 14 % от общих расходов дыхательного субстрата за вегетацию (рис. 74).

6.9. Биосинтез компонентов льняного волокна

Изучение биосинтеза компонентов льняных волокон крайне затруднено тем, что эти клетки находятся в толще стебля. Их выделение без повреждения практически невозможно, особенно на ранних стадиях развития. Тем не менее существуют приемы, позволяющие сделать ряд заключений. Ниже точки слома со стебля льна легко снимается «чулок» из наружных тканей, среди которых преобладают клеточные стенки лубяных волокон. Предварительные исследования часто проводят именно на таких препаратах, хотя доказано, что обнаруженные компоненты содержатся именно в клетках волокон, а не в эпидермисе или паренхиме. Данные о более ранних стадиях развития льняного волокна основаны прежде всего на результатах микроскопии, в том числе с использованием антител на образование различных полисахаридов и других соединений.

6.9.1. Источники субстратов для формирования компонентов льняного волокна

Клеточная стенка — мощный потребитель фотосинтетических ассимилятов. Именно компоненты клеточной стенки, в первую очередь целлюлозу, которая в растительном организме практически никогда не расщепляется, можно рассматривать как конечный продукт фотосинтеза. Формирование растительных клеточных стенок относится к наиболее масштабным процессам в биосфере: их компоненты — самые распространенные на Земле органические вещества. Клеточная стенка — ключевая структура растительного организма, выполняющая многообразные функции; на ее формирование растение затрачивает огромные ресурсы. После секвенирования генома арабидопсиса было подсчитано, что около 15 % всех его генов задействовано в формировании и функционировании клеточной стенки. Энергетические расходы, которые необходимы для образования субстратов синтеза ее компонентов, их транспортировки по растению и внутри клетки, формирования сложного ферментативного комплекса, огромны, тем более при формировании столь мощного образования, как клеточная стенка льняного волокна.

Полисахариды клеточной стенки синтезируются из сахаров. Их источниками в растительной клетке являются три основных процесса: фотосинтез, глюконеогенез, приток ассимилятов из других органов. В формирование льняного волокна все эти процессы вносят вклад, но он различен на разных стадиях развития.

Клетки льняного лубяного волокна содержат собственные хлоропласты. На ранних стадиях развития волокна их структура напоминает проламеллярные тела и свидетельствует об отсутствии интенсивного фотосинтеза. В этот период волокно имеет плазмодесмы, и субстраты для его развития могут поступать по симпласту. В ходе интрузивного роста плазмодесмы нарушаются и соответственно уменьшается симпластический приток ассимилятов. На этой стадии в клетках волокон интенсифицируется фотосинтез собственных хлоропластов. Их число в клетке достигает нескольких десятков. Стопка гран содержит до 15 тилакоидов, строма прозрачная и плотная, присутствуют пластидные рибосомы и пластоглобулы. В период быстрого роста в хлоропластах утолщающихся волокон наблюдаются крупные крахмальные зерна, которые в фазе зеленой спелости иногда занимают весь объем хлоропласта. Судя по развитой структуре хлоропластов, они являются фотосинтезирующими и могут вносить вклад в обеспечение субстратами процессов удлинения и утолщения волокон. Количественно оценить интенсивность фотосинтеза волокон не удается из-за невозможности их выделения в неповрежденном виде.

Глюконеогенез — комплекс биохимических реакций, которые позволяют сформировать сахара из других веществ, например из аминокислот и липидов. Эти процессы могут функционировать в льняном волокне на протяжении всей его жизни.

Особенностью притока ассимилятов в льняное волокно является отсутствие в нем плазмодесм, которые нарушаются в ходе интрузивного роста, осуществляемого всей поверхностью клетки. На стадии координированного роста ассимиляты из других органов попадают в волокно и по симпласту, и по апопласту, а позднее — только по апопласту.

6.9.2. Метаболические пути образования компонентов льняного волокна

Полисахариды клеточной стенки образуются не из свободных моносахаридов, а из их активированных форм. Непосредственными субстратами в реакции образования полисахаридов клеточной стенки служат нуклеозиддифосфатсахара, главный из которых — уридиндифосфатглюкоза. Взаимопревращения моносахаридов также происходят на уровне нуклеозиддифосфатов (рис. 75).

Фенольные соединения клеточной стенки синтезируются в многоступенчатом процессе из фенилаланина, производными которого являются также многие другие вторичные соединения клетки. Мономеры лигнина — довольно токсичные нестабильные

Рис. 75. Метаболические пути образования предшественников синтеза полисахаридов клеточной стенки

соединения, которые не накапливаются в живых клетках в свободном состоянии. Гликозилирование фенольной гидроксильной группы стабилизирует их и делает нетоксичными. Именно глюкозиды (образуются с участием УДФГ) служат как транспортной, так и запасной формой монолигнолов. Механизм транспорта монолигнолов к клеточной стенке и регулирующие его факторы неизвестны. Считается, что полимеризация свободных монолигнолов в лигнин происходит по свободно-радикальному механизму и инициируется путем окисления монолигнолов с участием пероксидаз и (или) лакказ.

У льна наиболее лигнифицированной тканью является ксилема, где содержание лигнина в клеточной стенке составляет около 20 %. Лигнин, с одной стороны, придает растениям устойчивость к полеганию, с другой стороны, при отложении в лубяных волокнах приводит к снижению качества урожая — уменьшению гибкости технического волокна. Повышенная лигнификация волокна характерна для тех сортов, у которых в конце вегетации интенсивное старение стебля сочетается с активной работой ассимиляционного аппарата. Для предотвращения сильного одревеснения волокна важно ускорить старение листьев после зеленой спелости.

6.9.3. Роль различных органелл в образовании компонентов льняного волокна

Синтез различных полимеров клеточной стенки локализован в нескольких компартментах клетки. Ферменты синтеза целлюлозы и каллозы встроены в плазмалемму. Формирование остальных полисахаридов клеточной стенки происходит в аппарате Гольджи. Из-за сложности строения полисахаридов для их биосинтеза необходимо большое число ферментов. В отличие от синтеза белков и нуклеиновых кислот, происходящего на матрицах, синтез полисахаридов основан на специфичности участвующих ферментов. Только в наиболее распространенных полисахаридах растительной клеточной стенки присутствует несколько сотен различных гликозидных связей. Для создания каждой из них необходим свой фермент. Большинство из них, особенно те, которые синтезируют остов полисахаридных молекул, являются мембранно-связанными ферментами. При попытке очистки эти сложнейшие белковые молекулы теряют активность, что лишает исследователей инструмента отбора нужных фракций. В результате до сих пор не удалось выделить большинство ферментов, участвующих в образовании полисахаридов клеточной стенки, что резко тормозит развитие молекулярно-биологических подходов в изучении формирования растительных клеточных стенок.

Белки клеточных стенок синтезируются на рибосомах шероховатого эндоплазматического ретикулума, в котором может происходить их гликозилирование, если оно необходимо. Дальнейшая модификация углеводной части молекулы и транспорт за пределы плазмалеммы осуществляются аппаратом Гольджи.

В процессе роста и удлинения клеток центральную роль играет цитоскелет — микротрубочки и микрофиламенты, которые поддерживают форму клетки, определяют направление ее растяжения и ориентацию микрофибрилл целлюлозы в клеточной стенке. Методом иммуноокрашивания тубулина (белка, из которого состоят микротрубочки) показано, что при интрузивном росте льняных волокон микротрубочки имеют спиральную ориентацию в средней части волокна и поперечную в кончиках. Это может быть связано с различной скоростью роста волокна в этих зонах или с тем, что концы растут только в длину, а средняя часть — еще и в ширину. В точке слома происходит смена ориентации микротрубочек на продольную, что еще раз подтверждает значимость процессов, происходящих в этой части стебля.

После выплескивания содержимого пузырьков аппарата Гольджи за пределы плазмалеммы полисахариды встраиваются в клеточную стенку. Механизмы сборки этой надмолекулярной структуры практически неизвестны. Имеются отрывочные сведения, что этот процесс основан не только на спонтанном взаимодействии полисахаридов в специфическом микроокружении, но и на участии не охарактеризованных пока белков. Кроме того, известно, что для предотвращения спонтанного связывания полисахаридов внутри аппарата Гольджи некоторые из них синтезируются в несколько измененном виде: карбоксильные группы уроновых кислот метилируются, а некоторые нейтральные сахара подвергаются ацетилированию. Отщепление этих «довесков» происходит за пределами плазмалеммы. От степени метилирования уроновых кислот зависит их упаковка в клеточной стенке, а также связывание кальция, которое влияет на способность клетки к растяжению.

6.10. Основные виды льнопродукции

Лен-долгунец — одна из немногих технических культур, у которых вся надземная часть растения идет в переработку (рис. 76). За многовековую историю возделывания льна сложились специфические термины как для продуктов этой переработки, так и для ее стадий. В первую очередь очень ценны длинное волокно и масло, сфера применения которых становится все шире. Остановимся на процессах, происходящих при получении льняного волокна.

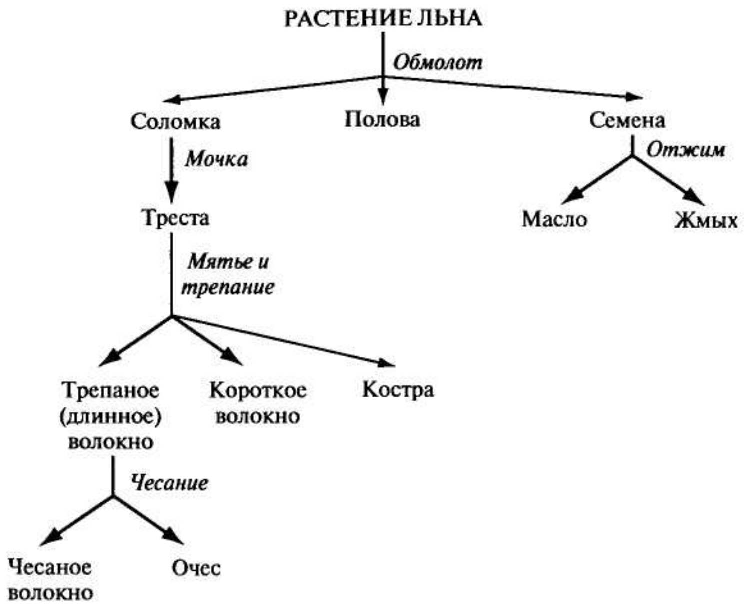


Рис. 76. Основные этапы переработки льна и виды льнопродукции

Рассмотрим структуру урожая льна-долгунца (в скобках указаны наиболее характерные значения).

Урожайность соломки, ц/га .... 30—58 (41)
Урожайность всего волокна, ц/га .... 4—16 (8)
Урожайность длинного волокна, ц/га .... 3—14 (6)
Выход всего волокна, % от массы соломки .... 11—30 (20)
Выход длинного волокна, % от массы соломки .... 10—23 (15)
Урожайность семян, ц/га .... 2,5—9 (5—6)

6.11. Основные этапы переработки волокнистого сырья льна

Переработка волокнистого сырья льна — трудоемкий многоступенчатый процесс. Это отличает его от хлопкового волокна, которое требует минимальной послеуборочной обработки. Из-за расположения льняного волокна в толще стебля для его выделения необходимо размягчение льняной соломки. Оно достигается путем мацерации (размягчение, разъединение клеток в растительных тканях) стебля в процессе мочки, а получаемый продукт называют льняной трестой. Мочка бывает росяная, холодноводная и тепловая (ферментативная). Усовершенствование ее технологии продолжа-

ется. Однако суть процессов при любом способе мочки одна: необходимо ослабить контакты между различными тканями стебля, минимально повредив волокнистые пучки. Обычно этого достигают за счет воздействия микроорганизмов, которые, выделяя ферменты, гидролизующие полисахариды клеточной стенки, приводят к частичной мацерации ткани. Во время мочки теряется примерно 25 % сухой массы стебля, при этом основные потери происходят за счет пектиновых веществ неволокнистых тканей. Возможность проведения такого процесса свидетельствует о том, что сцепление между клетками волокон значительно прочнее их сцепления с окружающими тканями. Отчасти это объясняется большой площадью контакта клеток внутри пучка, которые благодаря интрузивному способу роста прилегают друг к другу по всей длине. Вероятно, однако, и наличие особых химических закрепителей, например молекул феруловой кислоты, которая в области контакта может «Сшивать» полисахариды друг с другом. Устойчивость клеток волокон к воздействию микроорганизмов объясняется и высоким содержанием целлюлозы — исключительно стабильного полимера, слабо поддающегося гидролизу. Препятствием для эффективной мочки служат, помимо прочего, различные воска и другие гидрофобные соединения, содержащиеся в клеточных стенках покровных тканей стебля.

Знание особенностей состава и строения клеточных стенок различных тканей стебля льна позволяет целенаправленно формировать смеси ферментных препаратов для осуществления ферментативной мочки, которая значительно легче контролируется и дает меньше экологически вредных отходов, чем обычно используемые росяная и холодноводная мочки.

Мочку проводят до тех пор, пока ткани, окружающие волокна, не станут настолько мягкими, что волокна могут легко освобождаться путем механического воздействия. Обычно процесс мочки пытаются прервать прежде, чем пучок волокон оказывается разделенным на отдельные клетки. Перележка или перемочка льнотресты отрицательно сказывается на качестве получаемого волокна и его прочности.

Даже проведенная в оптимальном режиме мочка затрагивает волокна. По массе они теряют сравнительно немного, примерно 3 %, полисахаридов. Не все полисахариды удаляются в равной степени. Из пектиновых веществ волокон гидролизуется в основном рамногалактуронан (~ на 70 %), из нейтральных полисахаридов — арабинан (~ на 35 %) и глюкуроноксилан (~ 25 %), при этом галактозо- и маннозосодержащие полисахариды не затрагиваются. Мочка изменяет характеристики оставшихся в волокне полисахаридов, например уменьшается молекулярная масса тех пектиновых веществ, которые из-за прочной связи с целлюлозой не вымываются из клеточных стенок волокон.

После мочки льняную тресту сушат и подвергают механическому воздействию: мнут, треплют и расчесывают. Важной характе-

ристикой получаемого продукта служит соотношение между коротким и длинным волокном. Источниками короткого волокна могут быть следующие пучки: 1) содержащие небольшое количество клеток, например из нижней части стебля; 2) образовавшиеся при неблагоприятных условиях, например при воздействии засухи; 3) ослабленные перемочкой или перележкой и не выдержавшие дальнейших механических нагрузок; 4) разорванные при излишней механической нагрузке в ходе трепания. Соотношение между коротким и длинным волокном составляет примерно 1: 4, но сильно колеблется в зависимости от сорта и условий обработки. При чесании трепаного волокна в очес попадает в основном то длинное волокно, которое плохо отделилось от костры или механически повредилось в ходе выделения.

6.12. Качество льняного волокна

Основные показатели, которые до сих пор характеризуют качество волокна, — гибкость, прочность и тонина. Существуют анатомические и биохимические показатели качества. Чем выше стебель и длиннее его техническая часть (расстояние от семядольных листочков до начала разветвления соцветия), тем больше в нем длинного волокна. Из тонких стеблей получают волокно более высокого качества. Форма, длина волокон и то, насколько они перекрывают друг друга, а также их связь между собой определяют прочность волокнистых тяжей. Чем тоньше и длиннее элементарные волокна, тем больше поверхность их соприкосновения друг с другом и прочнее техническое волокно. Многоугольная форма волокон на поперечном срезе также обеспечивает наибольшую площадь контакта и свидетельствует о высокой прочности сформированного волокна. Большее число волокон в пучке и меньший диаметр люмена элементарного волокна усиливают его прочность. Гибкость тоже взаимосвязана с формой отдельных клеток, толщиной их стенок, очертаниями лубяных пучков. Элементарные волокна с меньшим диаметром, большими длиной и количеством их в пучке обусловливают более тонкое техническое волокно высокого качества.

К анатомическим характеристикам, влияющим на качество волокна, относятся: количество индивидуальных клеток в пучке, длина индивидуальных клеток, однородность индивидуальных волокон по длине, форма волокон на поперечном срезе, степень спиральной закрученное™ волокон относительно друг друга, толщина клеточной стенки и ее соотношение с диаметром люмена. К *биохимическим показателям* можно отнести содержание целлюлозы и ее характеристики (молекулярная масса и степень кристалличности), набор и содержание нецеллюлозных полисахаридов, содержание лигнина, прочность склеивания индивидуальных

волокон в пучке. Качество сорта оценивают также по устойчивости к полеганию и болезням.

Представления о том, каким образом регулируется качество льна, крайне слабы. С одной стороны, это объясняется недостаточностью такого рода исследований льна по сравнению с другими культурами, например пшеницей или сахарной свеклой. С другой стороны, ключевую роль в формировании волокна играют процессы роста и формирования клеточной стенки, остающиеся сложнейшими загадками биологии растений. Во всяком случае, выведение качественных сортов льна фактически никогда не основывалось на понимании того, каким путем можно контролировать число клеток, однородность волокон, их сцепленность между собой в пучке и т. д.

6.13. Болезни льна

Лен поражается многими болезнями, но наиболее распространенными и вредоносными из них считаются ржавчина, фузариоз, антракноз, пасмо, полиспороз, а также менее распространенные — крапчатость, бактериоз, аскохитоз, мучнистая роса и др. На льне зарегистрировано более 200 видов грибов, бактерий и вирусов, некоторые из них являются высокоспециализированными и паразитируют только на льне, например возбудитель ржавчины *Melampsora lini* (Ters.) Lev. Сведения об основных заболеваниях льна представлены в таблице 43.

6.14. Устойчивость к полеганию

Устойчивость к полеганию — обязательное требование, предъявляемое к сортам льна-долгунца. На полеглом поле нельзя успешно вести механизированную уборку, значительно снижаются величина и качество льнопродукции.

В стебле льна-долгунца имеются две ткани, выполняющие механические функции, — ксилема и лубяные волокна. Основная функция ксилемы — обеспечение листового аппарата водой. Одновременно она определяет жесткость стебля. Периферически расположенные лубяные волокна также выполняют механическую функцию, обеспечивая прочность стебля на сжатие и растяжение. Ни одна отдельно взятая механическая ткань не определяет устойчивости стебля к полеганию. Способность стебля сохранять вертикальное положение при воздействии внешних сил зависит от стебля как конструкции, от абсолютного и относительного развития механических тканей, их количественной и качественной характеристик, размеров внутренней полости, диаметра стебля и от других факторов. Установлено, что (при одинаковых характеристиках коли-

43. Основные болезни льна

Болезнь	Возбудитель	Способ заражения	Поражаемая стадия развития	Основные симптомы поражения	Последствия
Фузариозное увядание	Fusarium oxysporum f. Lini (Bolley) Snyder et	Проникает в корень и корневую шейку из почвы, остатков пораженных растений льна	Во все фазы развития, но наиболее вредоносно в фазы всходы — елочка	Растения, пораженные в фазы всходы — елочка, увядают и (или) отмирают, пораженные в начале цветения отстают в росте, листья и стебли буреют, часто такие растения не образуют коробочки, или они бывают недоразвиты и без семян, если же семена формируются, то бывают щуплые. Корни больных растений разрушаются и имеют пепельно-серую окраску	Недобор урожая соломы до 60%, семян —до 45 %, ухудшение качества длинного волокна до трех номеров
Фузариозное побурение	Fusarium avenaceum Sacc, F. gibbosum Appel et.Wr., F. solani Appel et. Wr. и другие фузариозные грибы	Зараженные семена, послеуборочные остатки, распространяется воздушным путем от растения к растению	Преимущественно в период созревания	Побурение верхней части растения. Во влажную погоду на пораженных участках можно наблюдать розовый налет (спороношение гриба), который может развиваться вокруг телейтоспорового спороношения ржавчины льна (фузариоз по ржавчине). Корневая система имеет здоровый вид	При сильном развитии недобор семян до 56 %, ухудшение качества волокна до одного номера, снижение всхожести семян
Ржавчина	Melampsora lini (Pers.) Lev. Облигатный паразит с полным циклом развития только на льне	Послеуборочные остатки. Передача инфекции ветром, дождем, насекомыми	Во все фазы развития	Пятна желтого, ярко-оранжевого и черного цвета в зависимости от стадии развития гриба: спермогониальной, эцидиальной, уредостадии, телейтостадии, базидиальной	При среднем развитии заболевания недобор урожая льносоломы и семян составляет 8-10%, а качество волокна снижается на 4—10 номеров

Продолжение

Болезнь	Возбудитель	Способ заражения	Поражаемая стадия развития	Основные симптомы поражения	Последствия
Антракноз	Colletoirichum lini Manns et Bolley	Семена, больные растения, почва. Ветром, насекомыми, каплями дождя	Во все фазы развития. Особенно вредоносно в фазе всходов	На всходах оранжевые пятна и язвочки на семядольных листочках, подсемядольном колене и корешках. У взрослых растений ограниченные на листьях ярко-бурые пятна и расплывчатые в виде мраморной пятнистости на стеблях	Изреживание посевов до их полной гибели. Недобор льноволокна до 37 %. Снижение массы 1000 семян
Пасмо	Septoria linicola (Speg.) Gar.	Семена, остатки пораженных растений. Проникает главным образом через устьица	Во все фазы развития. Болезнь зрелых тканей	Пятна на всех частях растения. Наиболее характерное проявление — пестрый вид стеблей с чередованием зеленых и коричневых участков. Со временем пятна светлеют, на них в виде точек концентрическими кругами появляются мелкие пикниды, в которых развиваются споры гриба. Постепенно пятна сливаются, обесцвечиваются, стебель приобретает серый цвет. В нижней части стебля образуются трещины, отчего он переламывается и лен полегает	Снижение выхода длинного волокна, качества длинного волокна от 1 до 4 номеров, урожая семян. Волокно имеет пестрый вид
Полиспороз	Aureobasidium pullulansf. lini (Laff.) Cokke.	Передается семенами и через почву, в растения проникает через устьица	Во все фазы развития	Пятна на листьях и стеблях бурые с темным окаймлением, вдавленные, при сильном поражении сливаются, стебель становится ломким, отчего заболевание называется ломкостью стебля. Перетяжки на гипокотиле, стебле или соцветиях, бутонах в виде светло-бурых маслянистых прозрачных пятен, приводящие к изломам стеблей или соцветий	Изреженность посевов. Недобор урожая семян и льносоломы до 50 %. Качество ухудшается на 3—4 номера за счет снижения крепости и прядильных свойств волокна. Пораженные семена темные, с пониженной массой

Крапчатость	Fungus sterilis Win.	Основой источник инфекции — семена. Гриб не имеет спороношения и размножается вегетативно	Во все фазы развития, наиболее вредоносна в фазе всходов	Кроваво-красные точечные пятна на семядолях и штрихи с такой же окраской на гипокотиле, стебле и корнях всходов, иногда они сливаются в крупные красно-коричневые пятна. Пораженные проростки покрываются рыхлой грязно-белой грибницей и погибают, не дробившись на поверхность почвы. При поражении точки роста растения, как правило, погибают. Иногда наблюдается отмирание корешка	Снижение полевой всхожести, изреженный стеблестой, снижение урожая
Бактериоз	Bacillus maceransi	Проникают через корни	Во все фазы развития	Симптомы разнообразны: отмирание кончика корня, язвы на подсемядольном колене и семядолях, гипертрофия семядолей, отмирание точки роста. Верхняя часть стебля желтеет и засыхает, нижняя — остается зеленой, растение отстает в росте. В фазе бутонизации на стебле льна на 1—2 см ниже образующихся бутонов появляется светло-бурое маслянисто-прозрачное пятно, которое охватывает стебель и распространяется вниз на 10—15 см, пораженный участок отмирает и отпадает. Из пазух листьев, ниже места поражения, идет множественное образование новых стеблей и далее вторичное цветение, однако семена, как правило, не завязываются	Снижение урожая льносоломы до 40 %, семян —20%, а в отдельных случаях гибель посевов
Мучнистая роса	Erysiphe cichoracearum DC f. lini Jacz.	Воздушным путем	В период созревания	Белый порошащий налет на растении. Пораженные части растений постепенно приобретают буровато-сероватый оттенок и на них образуются темные шарообразные плодовые тела, в которых содержатся сумки с сумкоспорами	Сокращение ассимилирующей поверхности, снижение урожая

чества и размеров лубяных волокон) большей устойчивостью к полеганию обладают сорта, имеющие большее количество ксилемы, большую сердцевинную полость, большую толщину стенок ксилемы, меньшие просветы сосудов, хорошо развитую кору. Кроме того, выявлено, что чем больше размеры лубяных пучков и толщина клеточных стенок волокон, активнее процесс их одревеснения, тем выше устойчивость стебля к полеганию.

Определение всех этих показателей очень трудоемкая задача, поэтому в некоторых случаях целесообразно определять механические свойства стебля, например усилие изгиба и жесткость, так как в итоге именно эти показатели влияют на устойчивость стебля к полеганию. Сопротивление стеблей изгибу (усилие изгиба в граммах) определяют путем приложения нагрузки к середине 13-сантиметрового отрезка нижней части стебля, которая во время вегетации испытывает наибольшие нагрузки. Более устойчивые к полеганию сорта имеют и более высокие величины усилия изгиба (от 57 до 82 г в фазе бутонизации — цветения) по сравнению с неустойчивыми (37—76 г).

Устойчивость стебля можно охарактеризовать и по массе нижней его части (10 см). Устойчивые к полеганию сорта имеют высокую массу отрезков стебля и внутренней его части (ксилемы). Эта закономерность наблюдается в течение всего вегетационного периода. Например, в фазе бутонизации масса ксилемы 10-сантиметрового отрезка составляет у устойчивых к полеганию сортов 1,6—2,56 г, а у неустойчивых— 1,18—2,3 г. Прямо пропорциональной зависимости между этими показателями нет, так как устойчивость стебля определяется не только механическими свойствами ксилемы.

Изменчивость и наследование устойчивости льна-долгунца к полеганию можно оценить и прижизненно — по степени изгиба основания стебля. Установлено, что при одних и тех же условиях выращивания растения сортов, склонных к полеганию, образуют большие изгибы в основании стебля, чем растения сортов с меньшей склонностью к полеганию, причем изогнутость стебля коррелирует с полеганием. Однако для более точной оценки устойчивости растений льна к полеганию необходим полный комплекс различных показателей.

Полегание растений оценивают в баллах — от 1 до 5. Чем устойчивее растение к полеганию, тем выше балл.

Для того чтобы избежать потерь урожая и снижения его качества, обусловленного полеганием растений, необходимо не только использовать устойчивые к полеганию сорта, но и соблюдать определенные агротехнические требования: ранние сроки посева; размещение в севообороте по зерновым предшественникам; выбор нормы высева, обеспечивающей оптимальную густоту стеблестоя; использование оптимальных доз азота, не вызывающих чрезмерного затенения растений; обеспечение защиты от болезней, вредителей и сорняков.

6.15. Влияние внешних факторов на составляющие продукционного процесса, величину и качество урожая

Высокие урожаи определяются: 1) быстротой развития, величиной и продолжительностью работы фотосинтезирующей поверхности листьев и других органов растения, содержащих хлорофилл; 2) интенсивностью фотосинтеза и качественной его направленностью; 3) долей фотосинтетической продукции, расходуемой на дыхание; 4) чистой продуктивностью фотосинтеза, обусловленной наиболее высокими суточными приростами сухого вещества; 5) интенсивностью и направленностью процессов передвижения и использования ассимилятов в растении; 6) интенсивностью биосинтетических процессов в хозяйственно-ценных органах и частях растения. Все приемы агротехники эффективны в той мере, в какой они улучшают фотосинтетическую деятельность растений и обеспечивают наилучшее расходование продуктов фотосинтеза на формирование урожая.

6.15.1. Минеральное питание

Лен-долгунец очень требователен к минеральному режиму и сильно реагирует на недостаток питательных веществ в почве и ее кислотность. Это объясняется сравнительно неглубоким расположением основной массы корней, невысокой их поглотительной способностью и относительно небольшим промежутком времени, в течение которого растения поглощают основную массу питательных веществ.

В разные фазы онтогенеза растений питательные вещества поступают неравномерно. Ко времени появления всходов в семени полностью расходуется запас питательных веществ и начинается поглощение их из почвы. В фазе елочки, когда растение растет крайне медленно, оно усваивает 16—36 % азота, 6—15 фосфора и 11—12 % калия от общего количества этих элементов, необходимых для формирования урожая. В период быстрого роста, т. е. примерно за одну четверть своего онтогенеза, лен потребляет 60— 84 % азота, 63—84 фосфора и 71—90 % калия.

В питании льна, как и других культур, различают критические периоды, когда отсутствие или недостаток какого-либо элемента минерального питания отрицательно действует на растение, даже если этот элемент внести позднее в полном объеме. Критические периоды в потребности питательных веществ таковы: по азоту — от фазы елочки до фазы цветения, по фосфору — от всходов до образования 10—12 листьев, по калию — во время бутонизации.

Из азотных удобрений чаще всего применяют аммиачную селитру, мочевину (карбамид) и сульфат аммония. Самые распространенные из фосфорных удобрений — суперфосфат, двойной суперфосфат и фосфоритная мука. Из калийных удобрений чаще всего используют хлорид калия. При выращивании льна-долгунца вынос N, P_2O_5 и K_2O с 1 т волокна составляет соответственно 90, 25 и 65 кг.

Кроме азота, фосфора и калия, растениям льна необходимы бор, медь, кобальт, молибден и цинк. Лен-долгунец особенно чувствителен к недостатку бора. Способность некоторых специализированных сортов льна к большому выносу тяжелых металлов (цинка, кадмия, свинца, марганца, ртути, меди и т. д.) может быть использована для биологической очистки загрязненных почв.

В Нечерноземной зоне России лучшими для льна-долгунца являются окультуренные дерново-подзолистые средние и легкие пылеватые суглинки с невысокой степенью оподзоленности, реакция почвы предпочтительна слабокислая (pH 5,6—6). Устойчивость культивируемых сортов льна-долгунца к низким значениям pH почвенного раствора играет исключительно важную роль в льноводстве. В кислой среде затруднено поступление в растения льна кальция и магния, увеличивается возможная токсичность алюминия, марганца, железа, меди и никеля, изменяется реакция растений на внесение азота, фосфора и кальция, замедляются процессы синтеза. Лен относится к группе культур, чувствительных к высокому содержанию алюминия и подвижных форм марганца. Решение данной проблемы только за счет повышения pH почвы путем дорогостоящего известкования неоправданно, так как вредное последействие избыточных доз извести на урожай и качество льнопродукции может сказываться более Шлет после ее внесения. Лучший результат может дать выведение сортов, устойчивых к разному уровню кислотности почвы при различном количестве алюминия и марганца, низкому или высокому содержанию доступного молибдена и других микроэлементов.

Азотное питание. Лен очень требователен к азоту и в то же время весьма чувствителен к его избытку. Для иллюстрации влияния азотного питания на фотосинтетическую деятельность и формирование урожая у растений льна приведены данные об использовании аммиачной селитры в разных дозах (N_0 — без добавления азота, N_{30} — умеренная доза и N_{45} — повышенная) на одинаковом (умеренном) фоне фосфора и калия ($P_{60}K_{60}$). Содержание общего азота в почве, определенное до начала опыта, составляло 0,12 %.

Сухая масса растений в фазе елочки при разных уровнях азотного питания различалась незначительно (рис. 77); различие становится более заметным в период быстрого роста и максимальным в фазе цветения для листьев и в фазе зеленой спелости для стебля и целого растения. Сухая масса листьев у растений без азота была в 1,6 раза, а стебля — в 2 раза ниже по сравнению с ра-

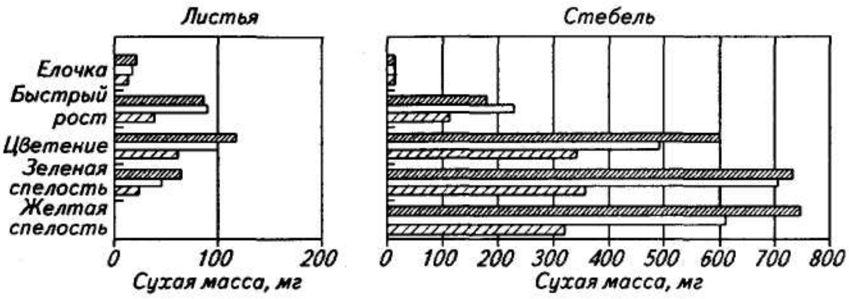


Рис. 77. Сухая масса листьев и стебля растений льна при разном уровне азотного питания:
N_0 — , N_{30} — , N_{45} —

стениями, выращенными на умеренном уровне азота (см. рис. 77). Максимальная площадь листьев в фазе цветения составила у растений без азота 28 см^2, на умеренном фоне — 38, на повышенном — 43 см^2.

Растения без азота в процессе онтогенеза характеризуются самым низким содержанием хлорофилла в листьях по сравнению с удобренными (рис. 78). В фазе зеленой спелости содержание хлорофилла в листьях падает, причем наибольшие потери хлорофилла наблюдаются у растений без азота, наименьшие — при умеренном его уровне. У растений, выращенных на умеренном фоне азотного питания, в фазе зеленой спелости наблюдаются и самые высокие значения содержания хлорофилла на единицу массы.

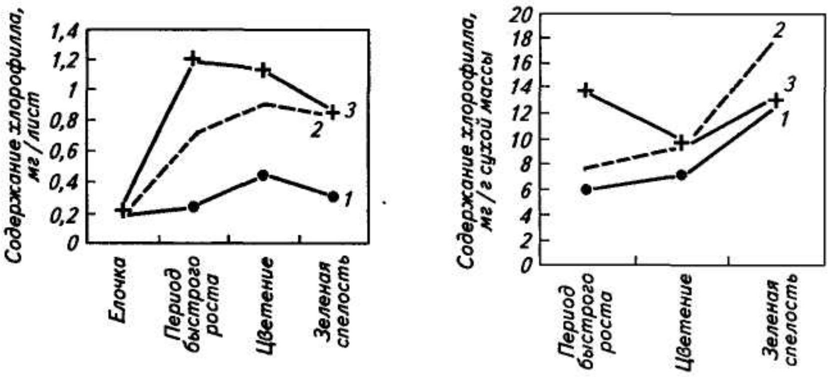


Рис. 78. Влияние азотного питания на содержание хлорофилла в листьях в онтогенезе растений льна:
1-N_o, 2-N_{30}, -3-N_{45}

В период быстрого роста у растений льна, выращенных в различных условиях азотного питания, ЧПФ отличается незначительно, хотя можно отметить более низкое ее значение у растений без азота (табл. 44). В репродуктивной фазе развития растений (цветение — зеленая спелость) ЧПФ снижается у всех растений, но менее всего у растений, выращенных при умеренной дозе азота.

44. Влияние условий азотного питания на изменение ЧПФ льна в онтогенезе, г сухой массы/($м^2$ • сут)

Доза азота	Период быстрого роста (а)	Цветение — зеленая спелость (б)	а/б
N_0	9,2	1,3	7,0
N_{30}	10,5	7,6	1,4
N_{45}	11,4	5,2	2,2

Таким образом, при недостатке азота растения становятся низкорослыми, формируют меньшую ассимилирующую поверхность листьев (листья мелкие, узкие, плотно прижаты к стеблю), имеют наиболее низкие значения ЧПФ и содержания хлорофилла в растении, особенно на поздних фазах развития. В результате такие растения формируют и минимальный урожай всех видов льнопродукции, но имеют самый высокий выход волокна и лучшее его качество по показателям прочности и гибкости (табл. 45).

45. Влияние условий азотного питания на продуктивность льна

Доза азота	Урожайность, ц/га			Выход длинного волокна, % от соломки	Качество волокна	
	семена	соломка	длинное волокно		гибкость, мм	прочность, кгс
N_0	2,7	17,6	5,9	33	47	13,7
N_{30}	6,7	38,0	11,5	30	39	14,5
N_{45}	8,9	44,3	11,7	26	32	12,4

У удобренных азотом растений изменяется анатомическое строение стебля: увеличивается число волокон на срезе, происходит укрупнение волокон и толщины их стенок, увеличивается диаметр просветов, что повышает урожай волокна. Однако при этом волокно становится грубым и жестким, прочность и гибкость его снижаются.

Причиной низкого качества волокна льна, выращенного при избыточном азотном питании, является также высокая его полегаемость, которая возникает, в частности, из-за нарушения режима нормального освещения внутри посева и увеличения влажности приземного слоя воздуха. Так, например, полегаемость, оцененная в баллах, составляла: без азота (только РК) — 4,2, при $N_{30}P_{60}K_{90}$ — 3,5, а при $N_{90}P_{120}K_{180}$ — 2,6.

Фосфорное и калийное питание. В таблице 46 рассмотрены основные показатели, характеризующие фотосинтетическую деятельность, урожайность и качество волокна для растений, выра-

щенных при недостатке или избытке азота, фосфора и калия. Для сравнения приведен (как оптимальный) вариант полного минерального удобрения — $N_{30}P_{60}K_{90}$, содержащий все элементы в умеренной дозе. Уменьшение или увеличение дозы того или иного элемента осуществляли на фоне именно этих умеренных доз. Например, вариант K_{135} имел схему минерального питания $N_{30}P_{60}K_{135}$. При изучении условий фосфорного питания использовали простой суперфосфат, а калийного питания — хлорид калия.

46. Влияние условий минерального питания на фотосинтетическую продуктивность, урожайность и качество волокна льна

Показатель	Оптимум	N_0	N_{45}	P_0	P_{90}	K_0	K_{135}
Высота растений, см	115	95	117	116	116	100	110
Максимальная площадь листьев, $см^2$	38	28	43	41	41	36	40
Максимальная сухая масса растения, мг	907	445	980	948	934	669	834
ЧПФ, г/($м^2$ • сут):							
период быстрого роста	10,5	9,2	11,4	10,8	11,6	12,0	10,8
цветение — зеленая спелость	7,6	1,3	5,2	5,8	4,9	1,0	5,5
Максимальное содержание хлорофилла, мг/лист	0,900	0,438	1,122	1,050	0,884	1,000	0,813
Урожайность, ц/га:							
соломки	39,0	17,6	44,3	38,0	39,3	29,9	39,9
волокна	11,5	5,9	11,7	10,0	11,9	8,5	11,6
Выход волокна, %	30	33	26	26	30	28	29
Качество волокна:							
гибкость, мм	39	47	32	31	34	35	30
прочность, кгс	15	14	12	12	13	22	14

Наиболее сильное негативное влияние на рост, развитие растений и урожай волокна оказал недостаток в почве азота и калия, однако именно у этих вариантов отмечены самые лучшие качественные показатели волокна. Исключение фосфора из комплекса минерального питания не вызвало сильных отрицательных последствий. При этом заметное подавление физиологических процессов происходит лишь на ранних фазах развития. К концу вегетации лен по внешним признакам и урожаю волокна незначительно отличается от выращенного в присутствии фосфора. Оптимальные дозы фосфора ускоряют развитие растений, повышают урожай семян, а также устойчивость льна к полеганию. Достаточное калийное питание увеличивает количество бутонов, цветков, способствует лучшему оплодотворению и формированию семян, ускоряет их созревание; стебель льна становится более прочным и устойчивым к полеганию. Кроме того, в растениях, выращенных на оптимальном фоне калия, увеличивается содержание воды, они лучше переносят засуху, а также меньше поражаются бактериями и грибами.

Влияние минерального питания на фотосинтетическую деятельность. Данные по урожаю соломки и волокна, полученные на разных фонах питания, можно разделить на две неравные группы.

Первая группа имеет более высокие по сравнению со второй и почти равные показатели урожая соломки и волокна. Она включает пять вариантов соотношения азота, фосфора и калия — это, помимо оптимального, N_{45} (на фоне $P_{60}K_{90}$), P_0 и P_{90} (на фоне $N_{30}K_{60}$), а также K_{135} (на фоне $N_{30}P_{60}$). Вторая группа включает два варианта — без азота (на фоне $P_{60}K_{90}$) и без калия (на фоне $N_{30}P_{60}$), У которых урожай значительно ниже. Возникают вопросы — отличаются ли эти группы по показателям фотосинтетической деятельности, которая в большой степени определяет величину и качество урожая; если отличия есть, то какие именно и насколько они велики? Определение средних величин по каждой из групп выявляет достаточно интересную картину (табл. 47).

47. Фотосинтетическая деятельность и продуктивность растений льна двух групп, различающихся по урожайности соломки и волокна

Показатели фотосинтетической деятельности и продуктивности растений	Первая группа	Вторая группа
Высота растения, см	115	98
Максимальная площадь листьев, $см^2$	41	32
Сухая масса, мг	930	557
ЧПФ, г/($м^2$ • сут):		
за период быстрого роста (а)	11,0	11,2
цветение — зеленая спелость (б)	5,8	1,2
средняя за вегетацию	8,4	6,2
а/б	1,9	9,3
Максимальное содержание хлорофилла в листьях, мг	970	720
«Падение» хлорофилла в листьях (максимальное содержание/содержание в фазе зеленой спелости)	1,3	1,9
Урожайность, ц/га:		
соломки	40,7	24,0
волокна	11,3	7,2
Выход волокна, %	28	30
Гибкость, мм	33	41
Прочность, кгс	13	18

Первая группа растений имеет небольшие преимущества по высоте, площади листьев, содержанию хлорофилла по сравнению с растениями, выращенными без азота и калия. Однако наиболее четкие различия получены по ЧПФ. Хотя этот показатель, рассчитанный за период быстрого роста, у обеих групп был одинаковым, на более поздних фазах (цветение — зеленая спелость) ЧПФ растений второй группы снижалась в девять раз, в то время как растения первой группы все еще имели достаточно высокие ее значения. Таким образом, темпы накопления биомассы и конечный урожай растений в гораздо большей степени определяются про-

дуктивностью работы единицы листовой поверхности (особенно на последних фазах онтогенеза), чем общими ее размерами и общим содержанием хлорофилла в листьях.

Соотношение элементов минерального питания. В основе оптимизации минерального питания лежит выбор таких доз азота, фосфора и калия и их соотношения, которые обеспечивали бы не только получение максимальных урожаев волокна, но и высокое его качество. Наиболее оптимальным с этой точки зрения является соотношение N : P: K, равное 1 : 2 : 3.

При выборе доз и соотношения N : P: K необходимо помнить, что азотные удобрения при неумелом их использовании в большей степени, чем другие, могут снизить урожай и ухудшить качество волокна. Даже небольшой избыток азота приводит к загущению посева, снижению освещенности растений, увеличению их полегаемости. При увеличении доз азота дозы фосфора и калия должны быть увеличены примерно в таком соотношении: на бедной азотом почве — 1: 2 : 2, на богатой — 1:3:3.

В применении удобрений под лен не может быть шаблона. Дозы внесения их должны дифференцироваться в зависимости от плодородия почвы и предшественников льна. Установить какие-либо определенные дозы удобрений на все случаи жизни практически невозможно. Но тем не менее, зная особенности влияния элементов минерального питания на рост, развитие и продуктивность льна, можно при соответствующей агротехнике путем изменения доз и соотношения минеральных удобрений создавать оптимальные условия питания и получать высокие и стабильные урожаи волокна с хорошим качеством.

6.15.2. Условия освещения

Лен-долгунец относится к культурам длинного дня (не менее 14 ч). Большая длина дня особенно благоприятствует вегетации в условиях теплой облачной погоды, т. е. при относительно низкой освещенности (табл. 48).

48. Влияние фотопериода на высоту растений льна и число коробочек

Продолжительность фотопериода (дневное освещение), ч	Высота растений, см	Число коробочек
18	97	30
12	96	24
9	45	Не образуются

Освещенность посева можно регулировать искусственно с помощью различных агротехнических приемов, получая при этом растения с желаемыми свойствами. Важнейшим при этом являет-

ся норма высева семян (млн шт/га). Норма высева семян оказывает влияние на морфологические показатели растения (табл. 49), их продуктивность, количество и качество получаемого волокна.

49. Влияние нормы высева семян на морфологические показатели растений льна

Норма высева семян, млн шт/га	Общая высота растения, см	Техническая длина стебля, см	Число коробочек на 1 растении	Масса растения, мг	Средний диаметр стебля, мм
15	81,2	72,8	2,2	541	1,4
20	81,4	75,3	1,8	414	1,3
25	75,9	74,4	1,4	332	1,2
30	74,3	72,5	1,2	287	1,0
35	71,1	70,3	1,0	238	0,9

Лучшими по показателям продуктивности и урожаю длинного волокна являются растения при норме высева семян 20—25 млн шт/га. Хороший высоковолокнистый стебель льна должен иметь длину не менее 70 см и толщину на одной трети высоты — 1,1—1,3 мм. По мере увеличения нормы высева до 30—35 млн шт/га освещенность растений в посеве снижается. Это приводит к уменьшению высоты растений, диаметра стебля и количества коробочек с одного растения и, как следствие, к снижению урожая и ухудшению качества длинного волокна: при чрезмерном затенении образуются рыхлые волокнистые пучки с очень большими внутренними полостями и слабо утолщенными клеточными стенками с резкой слоистостью. Кроме того, в загущенных посевах повышается влажность приземного слоя воздуха, что приводит к полеганию стеблей и снижению качества волокна.

Важно отметить, что оптимальные нормы высева дают более выравненный стеблестой. При норме высева 20—25 млн шт/га более 70 % растений имеют высоту 70 см и более, в то время как при более высоких нормах высева только половина растений имеют такую высоту, т. е. посев получается разнородным по высоте, толщине и цвету соломки. Такое сырье не обеспечивает высокого выхода и хорошего качества длинного волокна. Из коротких стеблей в процессе первичной переработки получают, как правило, короткое волокно. Выход волокна из стеблей длиной до 50 см составляет 23 %, а из стеблей выше 80 см — 26 %. Таким образом, задача льноводов при выращивании льна на волокно состоит в том, чтобы вырастить высокий, в меру тонкий и выравненный стеблестой.

При возделывании льна на семена стремятся получить хорошее ветвление стебля. Для этого норму высева уменьшают. Высокая освещенность растений в посеве при низких нормах высева приводит к ветвлению стеблей, урожай и качество волокна при этом снижаются, но такой лен имеет больше коробочек. Урожай семян в редких посевах может быть выше, чем волокна. Разреженные посевы применяют только в семеноводческих хозяйствах. При'

определении нормы высева льна на обычных товарных посевах следует учитывать, что наряду с основной задачей — производство волокна обычно стремятся получить и высокий урожай семян. Выбор норм высева должен осуществляться с учетом плодородия почвы и климатических условий.

Освещенность посева можно изменить, высевая рядки растений в разных направлениях: с севера на юг или с запада на восток. Направление высева растений с севера на юг, изменяя морфологические показатели, увеличивает выход волокна. Четкой закономерности влияния направления посева на качество волокна не выявлено (табл. 50).

50. Влияние направления посева на морфологические показатели растений льна и урожай волокна

Направление рядков	Высота растений, см	Максимальная площадь листьев, см^2	Число коробочек	Диаметр стебля, мм	Урожайность волокна, ц/га	Выход волокна, %
С севера на юг	75,4	35	3,5	1,20	4,7	15,6
С запада на восток	69,7	32	2,4	1,17	4,4	13,2

6.15.3. Температура

Лен-долгунец — растение умеренного климата, и он очень чувствителен к температурным условиям. Потребность в сумме активных температур у разных сортов льна неодинакова: у раннеспелых—1000 °С, поздних—1300°С и более (до 2200°С). Семена льна прорастают уже при температуре 3—5°С. Оптимальными температурными условиями для роста и развития растений в фазе всходов является среднесуточная температура 9—12 °С, в фазе елочки — 14—16, цветения — 16—18 °С. Всходы льна могут переносить заморозки до —3...—5 °С, а окрепшие всходы — до —5...—7 °С, но это приводит к их повреждению и изреживанию.

Температура воздуха выше 18—20 °С и резкие ее суточные колебания замедляют развитие растений, особенно в период их быстрого роста.

6.15.4. Влажность почвы. Атмосферная и почвенная засуха

Лен-долгунец — влаголюбивая культура, сильно реагирующая на условия водного режима. В период прорастания семян важное значение имеет увлажнение верхнего слоя почвы. Дружные всходы появляются при наличии влаги более 10 мм в слое почвы 10 см. Начиная с фазы елочки и до конца фазы цветения потребность во влаге увеличивается: растения растут нормально при запасах

продуктивной влаги 30 мм и более в слое почвы 20 см. После цветения потребность во влаге снижается. Расход воды растениями определяют по количеству единицы воды, затраченной на образование единицы сухого вещества, т. е. по транспирационному коэффициенту. Для льна он составляет 400—430 единиц. Оптимальные условия водообеспечения для льна складываются при выпадении не менее 100 мм осадков за период всходы — цветение.

Следует отметить, что хотя лен-долгунец и требователен к воде, он не переносит ее избытка. На почвах с близким залеганием грунтовых вод растет плохо. При излишних осадках во время цветения — созревания растения полегают и повреждаются грибными болезнями.

Оптимальная влажность почвы в фазе елочки — 60 % НВ, цветения — 80 и созревания — 40—60 % НВ. Недостаток воды в почве, приводящий к снижению ее водного потенциала и повышению концентрации солей в почве, вызывает почвенную засуху и отрицательно влияет на рост, развитие и продуктивность льна (табл. 51).

51. Морфологические признаки и продуктивность льна, выращенного в условиях различного водообеспечения

Влажность почвы, %НВ	Высота растения, см	Техническая высота стебля, см	Диаметр стебля, мм	Число коробочек	Урожайность,		ц/га
					семян	соломки	волокна
60	108	99	1,15	2,6	8,4	44,0	11,5
Переменная	94	87	1,10	2,3	7,3	36,0	8,2
30	85	82	1,06	2,2	7,4	32,0	7,4

При температуре воздуха выше 25 °С в сочетании с его высокой сухостью наблюдается атмосферная засуха, которая вызывает у растений льна экологический стресс. Длительное воздействие засухи сильно угнетает рост растений; среднесуточный прирост в период быстрого роста составляет менее 1 см. Техническая длина стебля у таких растений составляет 15—30 см, и они непригодны для получения качественного волокна.

В экспериментах с экзогенным меченым субстратом обнаружено, что даже кратковременное действие засухи приводит к снижению интенсивности фотосинтеза растений (в 1,5 раза), замедляет экспорт ассимилятов из листьев и приток их в стебель, вследствие чего во время действия засухи происходит снижение массы и наружной (содержащей лубяные волокна) и внутренней (ксилемной) частей стебля по сравнению с контрольными растениями. На рисунке 79 продемонстрировано это отставание в различные фазы развития растений после шести дней засухи.

Особенно губительно влияние засухи в период быстрого роста, причем именно для клеток лубяных волокон. Эффект засухи, возникшей в этот период, обладает хорошо выраженным последействием. Под воздействием засухи рост растений замедляется: через 20 дней после нее растения были меньшей высоты (86 см) по срав-

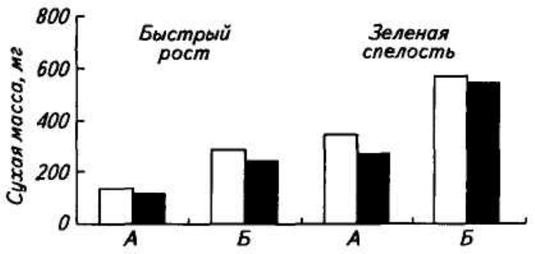


Рис. 79. Влияние кратковременной засухи на массу стебля растений льна:
А — волокно (наружная часть стебля ниже точки слома, содержащая эпидермис, коровую паренхиму, лубяные волокна); *Б* — ксилема (внутренняя часть стебля ниже точки слома, состоящая в основном из ксилемы, но содержащая камбий, сосуды флоэмы и сердцевину); □ — контроль; ■ — засуха

нению с растениями, не подвергшимися засухе (103 см). Лубяные волокна и ксилема реагируют на засуху по-разному. Сразу после засухи масса наружной (содержащей лубяные волокна) и внутренней (ксилемной) частей стебля снижалась в одинаковой степени. Отличие в их реакции на засуху проявлялось уже после нее, о чем свидетельствуют данные среднесуточного прироста массы (в основном за счет клеточных стенок) в период от окончания засухи до фазы зеленой спелости (рис. 80). Более низкий среднесуточный прирост массы клеточных стенок наружной части стебля приводит к снижению урожая и выхода волокна (номер трепаного волокна у растений в контрольном варианте — 14,4; у растений, испытавших кратковременную засуху, — 9,8).

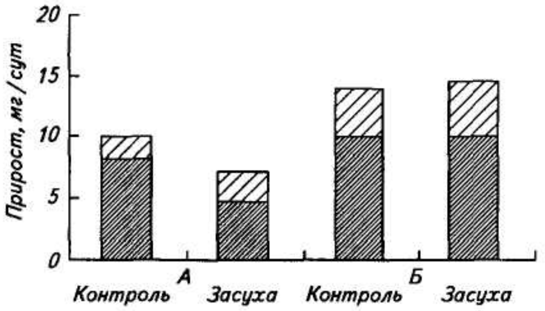


Рис. 80. Последействие засухи в период быстрого роста на среднесуточный прирост массы наружной (содержащей лубяные волокна — *А)* и внутренней (ксилемной — *Б)* частей стебля и выделенных из них клеточных стенок;· ▩ — клеточная стенка; ▨ — остальные компоненты

С чем связано столь существенное воздействие засухи в период быстрого роста? Ранее отмечалось, что в период быстрого роста заканчиваются дифференциация и удлинение всех клеток лубяных волокон льна. Локализованы эти процессы в верхней части стебля выше точки слома. Именно на этом участке стебля наиболее заметны внешние изменения, вызванные засухой.

При воздействии засухи из-за сильного обезвоживания резко изменяется сырая масса листьев, расположенных в этой части стебля: на контроле (без засухи) она составляла 56 мг, а в условиях засухи — 30,8 мг. Число листьев остается неизменным (11,6 и 11), хотя длина участка, на котором они расположены, значительно меньше (4,3 см), чем у растений, не испытавших засуху (7 см). Эти данные свидетельствуют о том, что под воздействием засухи замедляется рост верхней части стебля за счет растяжения и волокно остается более коротким.

Однако возможно, что под воздействием засухи тормозится активность апикальной меристемы, в результате чего дифференцируется меньше клеток волокон. Эти потери невосполнимы, поскольку ни дифференциация, ни рост лубяных волокон на более поздних стадиях не происходят. В результате при воздействии засухи в период быстрого роста поверхность клеточных стенок волокон остается недостаточно сформированной, что ограничивает их дальнейшее утолщение. Таким образом, при воздействии засухи или другого неблагоприятного фактора в период быстрого роста не только снижается урожай волокна (за счет общего снижения биосинтетических процессов), но и формируется его неоднородность, причем «слабое звено» будет в том участке стебля, который находился выше точки слома в момент воздействия стрессового фактора.

В отличие от этого ксилемная часть стебля формируется во многом за счет вторичной меристемы (камбия) и может восстановить скорость прироста после окончания действия стрессового фактора.

6.16. Направления селекции льна и использование в ней физиологических показателей

До 1929 г. в России выращивали только местные кряжевые льны. В этот период большую роль играла народная селекция. В ряде областей, благоприятных по почвенно-климатическим условиям для формирования льна долгунцового типа, создавали ценные кряжевые льны путем сбора семян с более высокорослых растений, для чего отдельно проводили околот или очес верхней части снопов. Лучшие из кряжевых льнов — псковские (Зарецкий, Островский, Черский) — были лучшими волокнистыми сортами. Урожай во-

локна лучших кряжевых льнов был выше, чем местных беспородных, на 53 %, а урожай семян — на 12 %. Кряжевые льны имели большое значение как исходный материал для селекции.

Селекция льна-долгунца в России стала развиваться с начала XX в. На разных этапах селекции менялись ее методы, решались различные проблемы, для отбора использовались признаки, соответствовавшие пониманию физиологии формирования урожая в данный период.

Основным методом селекции при создании первых сортов был индивидуальный отбор высокорослых растений (с учетом комплекса внешних признаков) в разреженном луночном посеве. Однако корреляционная связь между косвенными признаками и содержанием волокна была весьма незначительна. Практика селекционной работы показала, что образцы льна, сходные по морфологическим признакам, часто различались как по абсолютному, так и по относительному содержанию волокна в стеблях. Таким образом, селекция, основанная на использовании морфологических признаков, была бесперспективной и ненадежной. Кроме того, изучение визуальных морфологических признаков вследствие их сильной изменчивости требовало больших затрат времени и труда.

Широкая селекционная работа с льном-долгунцом была развернута в связи с созданием в 1930 г. Всесоюзного научно-исследовательского института льна с сетью зональных льняных опытных станций, полей и опорных пунктов.

В результате селекционной работы в 1930—1933 гг. были районированы первые сорта, которые значительно превосходили по урожаю волокна местные сорта льна. Вместе с тем новые сорта имели и существенные недостатки: значительно поражались болезнями, особенно ржавчиной; характеризовались низким урожаем семян, поскольку отбор вели в соответствии с представлением о том, что малокоробочность связана с высокой волокнистостью. В процессе дальнейших исследований выяснилось, что корреляция между малокоробочностью и высокой волокнистостью незначительна.

С 1930 г. в основу методики селекции льна-долгунца были положены метод определения содержания волокна в единичных стеблях с помощью варки в щелочи и метод выращивания льна в ящиках в вегетационном домике для сравнительных испытаний, оценки и отбора в возможно более выравненных условиях. Эти методы совершенствовались и применялись в селекционной практике до 1949 г. В 30-е гг. XX в. для оценки устойчивости льна к болезням (фузариоз и ржавчина) стали применять провокационные посевы.

В короткие сроки (с 1934 по 1936 г.) путем индивидуального отбора из русских кряжевых льнов (главным образом из Печорского

и Зарецкого кряжей) были выведены и районированы более ценные высоковолокнистые сорта (табл. 52). Селекционные сорта, переданные в производство с 1934 по 1936 г., характеризовались устойчивостью к ржавчине. Считалось, что проблема выведения и внедрения в производство сортов льна-долгунца, устойчивых к ржавчине, решена, но в 1943 г. обнаружили значительное поражение ржавчиной сортов, ранее устойчивых к этой болезни. В последующие годы ржавчиной болели все ранее устойчивые к ней сорта. Причиной описанного явления стало возникновение новой расы (или рас) ржавчины, приспособившейся к жизни на сортах льна, прежде устойчивых к ней, и вновь возник актуальный и поныне вопрос об изучении механизмов устойчивости.

Большинство сортов, выведенных в 1933—1934 гг., были склонны к полеганию. В России на устойчивость сортов льна к полеганию обращалось мало внимания, так как она не имела большого хозяйственного значения. В 1933—1934 гг. стали активно внедрять механизированную уборку льна. Полегание могло нанести льноводству довольно ощутимый урон, так как полегший лен нельзя было убрать существовавшими в то время теребилками. Устойчивость к полеганию стала одним из приоритетных направлений в селекции.

Если в первые годы при отборе лучших форм из кряжевых льнов ящичные посевы служили своего рода «ситом» (так как кряжевые льны являются популяциями с консервативной наследственностью), то при работе с гибридным материалом использование ящичных посевов стало помехой в селекционном процессе, а выведенные сорта оказались непригодными для использования на полях. Несостоятельность методов стала понятной в 1949—1951 гг., когда из шести первых гибридных сортов три были сняты с районирования. В результате усовершенствования методов селекции и переноса селекционных посевов из вегетационного домика в полевые условия, а также в связи с использованием тепловой мочки для выделения волокна из стеблей появилась возможность оценивать селекционные номера не только по количеству, но и по качеству волокна.

Это позволило ускорить темпы селекции и передать в государственное сортоиспытание сорта, отличающиеся более полным комплексом хозяйственно полезных признаков. В 1960—1967 гг. районированы сорта, выведенные методом гибридизации, которые имели более высокий урожай волокна и его содержание в стеблях (см. табл. 52). Появился ряд сортов, устойчивых к полеганию.

В последние десятилетия дополнительным требованием к селекции стало эффективное использование культурами минеральных удобрений. К сожалению, изучение сортовой отзывчивости генотипов различных сельскохозяйственных растений и ее физиологической природы почти не коснулось культуры льна. Тем не менее

52. Хозяйственные характеристики сортов льна на разных этапах селекции

Период селекции	Сорта	Урожайность, ц/га		Содержание волокна, %	Устойчивость	
		соломки	волокна		к полеганию	к болезням
Ранняя селекция	Местный лен (народной селекции)	32	4		Не определяли	
	Кряжевые льны	39	5	20-21	Не определяли	
1930—1933 гг.	823/3, 806/3, Псковский улучшенный, 0107, 0109, 0113, 0120, 0262, 0264, 0266 Альфа, ДСЗО, ДСЗЗ, 2052, Д83	38-54	5-10	18-20	Неустойчивы	Неустойчивы и устойчивы
1934—1936 гг.	1288/12, Прядильщик, Светоч, 1908, Ударник, Победитель, Текстильщик, Стахановец, Омега	50-60	8-11	20-26	Неустойчивы	Устойчивы и неустойчивы
1946-1951гг.	И5, И7, И9, И2, А2176, Л1120, Вайжгантас	48-61	10-13	17-21	Неустойчивы и устойчивы	Неустойчивы и среднеустойчивы
1960—1967 гг.	Псковский 1, И16, Спартак, Т5, Т7, Т9, Т10, ЛД147, Шокинский, ВНИИЛ2, ВНИИЛЗ, ВНИИЛ8, П255	59-65	10-15	20-27	Среднеустойчивы	Неустойчивы и среднеустойчивы
1968—1971 гг.	Богатырь, Рекорд, Старт, Мир, Космос, Конкурент, Маяк, Смена	58-68	9-12	20-24	Устойчивы	Среднеустойчивы и неустойчивы
1985—1990 гг.	Новоторжский, Призыв 81, С108, Славный 82, Мрия, Лазурный, Союз, Сальдо, Дашковский, Томский 16	40-68	9-20	18-30	Устойчивы	Неустойчивы, среднеустойчивы и устойчивы
1993—2000 гг.	А29, Алексим, А93, Ленок, Могилевский 2, Томский 17, Томский 18, Нептун, Кром, Русич, Восход, Синичка, Белочка, Смолич	40-68	11-18	24-30	Устойчивы	Среднеустойчивы и устойчивы

известно, что его различные линии и сорта, безусловно, имеют разную отзывчивость на уровень минерального питания, причем она определяется не мощностью ассимиляционного аппарата и корневой системы и не абсолютной величиной поглотительной способности корневой системы, а направленностью и амплитудой изменения этих показателей по сравнению с неудобренными растениями.

К 1985 г. окончательно определились задачи и направления селекции льна. Современному производству необходимы сорта льна со следующими качествами:

среднеспелые и раннеспелые;

высокопродуктивные:

урожайность волокна 12—18 ц/га; содержание волокна 26—30 %; качество длинного волокна — номер 15—16; урожайность семян 7-11 ц/га;

интенсивного типа, т. е. пригодные для возделывания по индустриальной технологии;

отзывчивые на минеральные удобрения;

устойчивые к полеганию и болезням;

с дружным созреванием семян;

с устойчивой урожайностью.

Селекционеры работают и в менее традиционных направлениях, например, выводят сорта озимого льна, специализированные «рекультивационные», обеспечивающие очищение почвы от тяжелых металлов, а также декоративные сорта.

Таким образом, на протяжении многих лет новые селекционные сорта льна получали эмпирически. Сначала селекцию проводили по косвенным морфологическим признакам, которые далеко не всегда коррелировали с величиной урожая, его выходом и качеством. Позднее для селекции стали использовать другие (прямые хозяйственные) признаки: урожай и выход волокна, семян, устойчивость к полеганию, болезням, еще позднее — отзывчивость различных сортов на уровень минерального питания.

Однако более перспективны показатели, характеризующие продукционный процесс: фотосинтетический потенциал, содержание хлорофилла, чистая продуктивность фотосинтеза, интенсивность фотосинтеза, дыхания, т. е. интенсивные показатели. При их изучении необходимо установить корреляционные связи этих показателей с урожаем и выходом волокна. К примеру, новые высокопродуктивные позднеспелые сорта и образцы льна характеризуются более высоким содержанием хлорофилла и продолжительной продуктивной фотосинтетической деятельностью (сохраняют высокие значения ЧПФ на поздних этапах онтогенеза). При этом величина ЧПФ положительно коррелирует с выходом волокна (+0,79), площадь листьев имеет положительную корреляционную связь с урожаем соломы (+0,8), но отрицательную с выходом волокна (—0,52). Однако таких полных данных немного.

Выведение высококачественных сортов затруднено тем, что до сих пор неясны механизмы регуляции качества волокна. В то же время целенаправленная селекция на отдельные параметры качества практически не велась, что объясняется отсутствием экспресс-методов их оценки, особенно на первых этапах селекции. Более того, метод гибридизации, применяемый в селекции льна-долгунца с 30-х гг. прошлого века без надежных методов отбора по признаку качества, вероятно, привел к разрушению коадаптированных блоков генов «качества волокна», созданных за столетия народной селекции методом индивидуального отбора. В настоящее время четко проявляется тенденция снижения показателей качества чесаного волокна (гибкость, тонина) у сортов, выведенных методами простой и особенно сложной гибридизации, по сравнению с сортами, созданными методами индивидуального отбора из кряжевых форм льна (таких как Светоч, 806/3, которые относятся к первой группе по прядильным свойствам).

Современные сорта мало различаются по качеству, так как при их выведении местные и кряжевые формы использовались незначительно. Таким образом, необходим поиск генетических источников отдельных параметров качества в коллекции местных и кряжевых форм льна. Основным источником генетического разнообразия стали коллекция льна ВИР и Национальная коллекция русского льна ВНИИ льна, насчитывающие соответственно более 5700 и 6000 образцов. Результаты испытания сортов (1993— 2000 гг.), включенных в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию и давших наивысшие показатели урожая волокна хорошего качества и семян, представлены в таблице 52.

6.17. Биотехнология льна

Достижения биотехнологии, которые для многих других культур, например для хлопка, уже давно выражаются в доведении до выращивания трансгенных растений на полях, для льна пока не реализованы. Лен-долгунец — сложный для культивирования in vitro вид, для которого до сих пор не разработаны условия массовой регенерации растений. Масличный лен более пригоден для биотехнологических подходов, но и для него получение новых форм находится пока еще на стадии модельных опытов. Тем не менее, оценивая развитие современных технологий на других видах растений, можно утверждать, что в ближайшем будущем они будут разработаны и для льна. Основным будет вопрос, какие именно гены нужно изменить или добавить для достижения желаемого эффекта. Поэтому характеристика формирования волокон в терминах молекулярной генетики становится особенно актуальной задачей. Можно ожидать, что первыми возникнут новые формы,

обладающие устойчивостью к определенным патогенам, поскольку такая устойчивость может обеспечиваться небольшим или даже одним числом генов. Перспективна модификация генов, задействованных в формировании полисахаридов клеточной стенки, особенно в сочетании с тканеспецифичными промоторами, но идентификация и тех и других требует дальнейших исследований.

Контрольные вопросы и задания

1. Почему лубяные волокна льна считаются первичными? Где расположены лубяные волокна в стебле льна и в состав какой ткани они входят? 2. В чем различие ботанического и технического определения волокна? 3. Какие стадии формирования волокон характерны для каждой из фаз развития растений? Какие процессы определяют изменение механических свойств стебля в точке слома? 4. В чем отличие координированного и интрузивного роста волокон? 5. Охарактеризуйте группы полисахаридов, входящие в состав клеточной стенки лубяного волокна. 6. Какие процессы являются источниками сахаров в лубяных волокнах? Как изменяются донорно-акцепторные отношения в ходе развития растения? 7. Какие анатомические и биохимические характеристики влияют на качество льняного волокна? 8. Какие характеристики стебля льна определяют устойчивость к полеганию? 9. Назовите критические периоды в потребности питательных веществ у растений льна. 10. Каковы особенности влияния основных элементов минерального питания (N, P и K) на фотосинтетическую деятельность и продуктивность льна-долгунца? 11. Каковы требования растений льна к освещенности и способы ее регуляции в посевах льна? 12. Какой из показателей фотосинтетической деятельности растений льна в наибольшей степени определяет величину урожая? 13. В какой период роста растение льна наиболее чувствительно к засухе и с чем это связано? 14. Назовите основные этапы селекции льна-долгунца и применяемые критерии отбора.

Глава 7
САХАРНАЯ СВЕКЛА

Сахарная свекла *(Beta vulgaris* L.) принадлежит к роду *Beta* L., семейству маревых *(Chenopodiaceae).* В Западной Европе и России она возникла в конце XVIII — начале XIX в. в результате скрещивания корнеплодных форм с листовыми. В то время сахаристость корнеплодов составляла всего 7—10 % при низком содержании в них сухого вещества, однако уже в начале XX в. были выведены сорта с сахаристостью корнеплодов до 18 %. В мировом производстве сахара в последние десятилетия на долю сахарной свеклы приходится около 30 %. Определенную практическую ценность представляют также отходы свеклосахарного производства — патока (меласса), жом, дефекат.

Со второй половины XX в. достигнут значительный прогресс в создании высокопродуктивных сортов и гибридов сахарной свеклы. Разработаны интенсивные технологии возделывания этой культуры с использованием преимущественно семян гибридов. В странах Западной Европы средняя урожайность корнеплодов сахарной свеклы в последние десятилетия составляет 50—60 т/га при содержании сахара 18 %. В Российской Федерации эти показатели в 2002 г. составили соответственно 21,8 т/га и 13,4 %.

В селекции сахарной свеклы существуют три направления: урожайное, сахаристое и урожайно-сахаристое. Сорта и гибриды урожайного направления отличаются от остальных наибольшей массой корнеплодов, но более низкой сахаристостью. Они дают наибольший сбор сахара с гектара, но меньший его выход с единицы массы сырья. Сорта и гибриды сахаристого направления отличаются от первой группы сортов и гибридов меньшей массой корнеплодов, но более высокой сахаристостью, которая у них является более устойчивым признаком и варьирует в пределах 14,4—18,6 % по сравнению с 12,4—17,5 % у сортов и гибридов урожайного направления. Вместе с тем сорта и гибриды урожайно-сахаристого (совмещенного) направления в некоторые годы обеспечивают более высокий сбор сахара с 1 га, чем урожайные или сахаристые.

С 80-х гг. XX в. выращивают только односемянные сорта и гибриды сахарной свеклы. Первый односемянный гибрид урожайно-сахаристого направления Юбилейный — устойчивый к болезням, малоцветушный — был районирован в бывшем СССР в 1981 г.

Среди районированных в настоящее время гибридов преобладают тригоюидные и диплоидные формы. Эти гибриды имеют высокую продуктивность в разных почвенно-климатических условиях, устойчивы к цветушности, корнееду и церкоспорозу.

7.1. Анатомо-морфологические особенности растений первого года жизни

Семя. Масса крупных семян сахарной свеклы достигает 5—6 мг, мелких —около 1,5 мг. При посеве сахарной свеклы используют плодики — односемянные коробочки с сухим и твердым околоплодником, которые при прорастании семени раскрываются путем сбрасывания крышечки. Семена красновато-фиолетовые или темно-вишневые, почковидно-эллипсовидной формы, с заостренным выступом. Семя включает зародыш, центральную его часть — перисперм, содержащий запасные вещества, остаток эндосперма и оболочку.

Зародыш представляет собой прикрытое оболочкой кольцевидно согнутое тело, охватывающее перисперм, состоящее из двух сложенных семядолей, связанных через гипокотиль с зародышевым корешком (рис. 81). Перисперм заполнен крахмальными зернами овальной формы.

Гипокотиль покрыт тонкой кутикулой с устьицами, имеет розовую, красную или желтую окраску. На кончике зародышевого корешка находятся верхушечная меристема, прикрытая корневым чехликом, из которой развивается центральный цилиндр корня, первичная кора, кожица и корневой чехлик. В цилиндрической части корешка расположен прокамбий, который тянется по длине

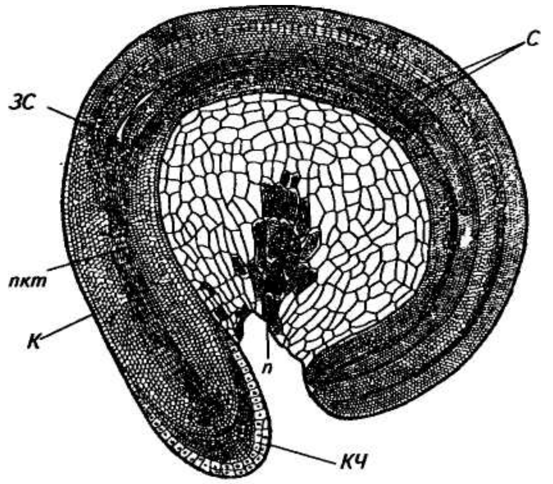


Рис. 81. Зародыш семени свеклы:
п — перисперм; К — корешок, КЧ — корневой чехлик; С — семядоли, пкт — прокамбиальный тяж, ЗС — зачаток стебля

корня и переходит в прокамбиальные тяжи двух семядолей, представляющих собой главные проводящие пучки семядолей и будущие сосудистые пучки главного корня.

Проросток. Растение в этот период, называемый фазой вилочки, имеет полностью сформированный фотосинтетический аппарат в виде двух содержащих хлоропласты семядолей, главный корень с зачатками боковых корней и проводящие ткани, обеспечивающие транспорт воды и минеральных элементов из почвы в семядоли и ассимилятов из семядолей в корень.

Семядоли продолговато-эллиптические, с тупой верхушкой и вытянутым основанием, переходящим в черешок (рис. 82). Длина семядоли до 2,5 см, ширина 5—7 мм, толщина 0,8—1 мм, ткань ее дифференцирована на палисадную и губчатую паренхиму, а верхняя и нижняя поверхности покрыты эпидермисом со слоем кутикулы, в котором имеются устьица — по 50—60 и 35—45 шт/мм^2 соответственно на верхней и нижней сторонах. Через черешок проходит проводящий пучок, связанный с системой жилкования семядоли. Устьица имеются и на гипокотиле, покрытом тонкой кутикулой. Функционируют семядоли до развития 6—8 настоящих листьев, после чего отмирают.

Листья. Первая пара розеточных листьев образуется из зачатков листьев в верхушке стеблевой части меристематического бугорка. Листовые бугорки в последующий период онтогенеза возникают непрерывно, обеспечивая образование новых листьев на протяжении всей вегетации, а при создании благоприятных световых и температурных условий — на протяжении многих лет. Закономерность листообразования у свеклы выражается величиной 5/13; это означает, что через каждые пять оборотов спирали вокруг головки корнеплода на растении образуется 13 листьев, а с 14-го листа начинается новый цикл размещения следующих 13 листьев. На протяжении первого года вегетации свеклы может осуществляться 4—5 таких циклов с образованием 50—60 и более листьев на одном растении.

Форма листовых пластинок первых 6—8 листьев лопатчатая с наибольшей шириной в середине

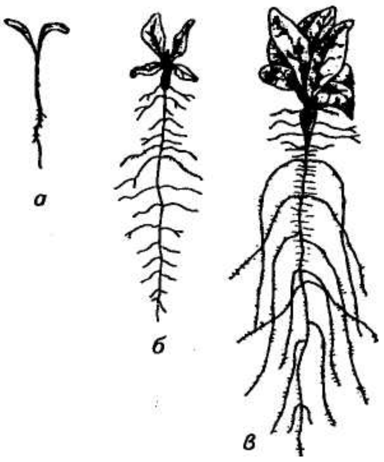


Рис. 82. Корневая система сахарной свеклы в ранние фазы развития:
а — фаза вилочки; *б*— утолщение гипокотиля; *в* — формирование корнеплода

пластинки, с тупой верхушкой и клиновидным в направлении черешка основанием. К середине вегетации листья принимают яйцевидную форму с сердцевидным основанием, к концу вегетации они имеют удлиненную лопатчатую форму. Листья средних ярусов обычно гофрированные, что связано с более ранним завершением роста жилок, чем паренхимных тканей в петлях сети жилок.

Площадь листовых пластинок, завершивших рост, также изменяется в онтогенезе: она минимальна у листьев 1—3-го ярусов (в пределах 15—45 см^2), достигает максимума в середине вегетации (300—400 см^2) и уменьшается к концу вегетации, что определяется изменением напряженности донорно-акцепторных отношений и степенью обеспеченности процессов листообразования ассимилятами в растении в течение вегетации. Продолжительность жизни листьев в условиях, близких к оптимальным, наименьшая у первых розеточных листьев (26—37 дней), максимальная у листьев среднего яруса (60 и более дней) и несколько меньше у листьев верхних ярусов. Листовая пластинка сахарной свеклы как мезофитного растения состоит из палисадной и губчатой паренхим, покрытых снаружи эпидермисом и кутикулой. Количество устьиц на верхней стороне листовых пластинок достигает 100 шт/мм^2, а на нижней стороне — свыше 150 шт/мм^2.

По мере перехода от нижних к верхним ярусам несколько возрастает ксероморфность листьев — уменьшается размер клеток. Поверхность черешка листа также покрыта эпидермисом и кутикулой; две его ткани — колленхима, выполняющая механическую роль, и паренхима, содержащая хлоропласты, тянутся полосами вдоль черешка. Колленхима сильно развита в выступах черешка, заполняя их целиком, а между клетками колленхимы размещаются мелкие паренхимные клетки. Основная же ткань черешка представлена крупноклеточной паренхимой, в которую погружены сосудистые пучки; количество их уменьшается от основания черешка к листовой пластинке. На рост черешков расходуется значительная часть ассимилятов, идущих на рост и развитие листового аппарата: соотношение массы сухого вещества черешков и листовых пластинок варьирует в онтогенезе у разных генотипов в пределах 0,9—1,3.

Корневая система и корнеплод. Они развиваются из зародышевого корешка семени. На ранних фазах роста на центральном корне ниже шейки в плоскости расположения семядолей и первичной ксилемы образуются боковые корешки, усеянные на концах сетью корневых волосков (см. рис. 82). В указанной плоскости по мере роста корня в фазе 2—4 пар листьев первичная кора растрескивается — происходит процесс линьки. Растет корневая система

(стержневой корень) преимущественно в глубь почвы в виде хвостика корнеплода. Длина корня на 20-й день после посева составляет 15 см, на 40-й —90, на 70-й— 150 см. В рыхлой почве при недостатке влаги корни свеклы могут проникать на глубину более 2 м. Боковые корни разрастаются в основном в верхнем слое почвы на глубине 2—9 см; их длина, в зависимости от степени равномерности размещения питательных веществ в горизонтальной плоскости почвы, достигает 4—6 см в фазе 2—3 листьев и 25—50 см — в фазе 17—18 листьев.

Функция боковых корней состоит преимущественно в обеспечении растений элементами минерального питания, а стержневого корня — водой. После линьки корня происходит утолщение гипокотиля и обозначается форма будущего корнеплода с образованием в его тканях кольцевых меристематических зон. В результате начинается интенсивный рост корнеплода в толщину, и он постепенно приобретает концентрически-зональную структуру. При формировании корнеплода возникает новый механизм утолщения — третичные изменения корня с образованием концентрически-зональной структуры, состоящей в чередовании колец сосудисто-проводящих пучков и межкольцевой паренхимы. Рост корнеплода происходит за счет не только молодых периферических тканей, но и внутренних зон вплоть до самого центра («звездочки») благодаря тому, что в течение всего онтогенеза растения проводящие пучки листьев, снабжающие корнеплод углеводами, диффузно размещены в головке корнеплода.

Ближе к центру кольцевые прослойки паренхимы наиболее широкие, и здесь находятся наиболее крупные и развитые сосудисто-волокнистые пучки. По мере удаления от центра кольцевые прослойки паренхимы суживаются, а сосудистые пучки в периферической зоне корнеплода находятся в зачаточном состоянии. Сосудисто-волокнистые пучки переплетаются, соединяются с таковыми черешков и проводящими пучками листьев, обеспечивая снабжение корней и корнеплода ассимилятами, а листового аппарата минеральными элементами и водой. Клетки межкольцевой паренхимы сохраняют способность к делению в течение длительного времени, обеспечивая рост корнеплода. Снаружи корнеплод покрыт несколькими слоями клеток пробковой ткани.

Форма зрелого корнеплода в зависимости от условий влагообеспеченности, минерального питания, состава и состояния почвы и других факторов может быть конической, мешковидной и грушевидной. В корнеплоде различают головку, шейку и собственно корнеплодное тело. Головка — верхняя часть корнеплода конической или куполообразной формы, несет розетку листьев.

Шейка переходит в собственно корнеплодное тело, заканчивающееся хвостиком корня. В зрелом корнеплоде головка занимает 10—15% длины, шейка— 10—20, корнеплодное тело — 65—80%. Таким образом, корнеплод благодаря особенностям своей анатомической структуры (развитию мощной системы проводящих пучков и массы паренхимной ткани третичного происхождения, основу которой составляют клетки межкольцевой и межпучковой паренхим) имеет большой потенциал для накопления углеводов в течение онтогенеза.

Между сахаристостью корнеплода и его анатомическими особенностями существует определенная связь. Больше всего сахара содержат клетки, окружающие сосудистые пучки, а также мелкие прозенхимные клетки в составе пучков, которые в совокупности получили название «сахарного влагалища». Межкольцевая паренхима беднее сахаром. Анализ поперечных срезов корнеплода показал, что основные запасы сахара откладываются в зоне 4—5 колец сосудисто-волокнистых пучков, а крайняя периферическая часть корнеплода наиболее бедна сахаром. Существуют специфические особенности в накоплении сахара в корнеплодах различных генотипов сахарной свеклы. Так, у сортов урожайного направления зоны межкольцевой паренхимы развиты сильнее, чем у сахаристого, при меньшем количестве сосудистых пучков, что и обусловливает их меньшую сахаристость. По сравнению с кормовой свеклой, имеющей низкое содержание в корнеплоде сахара (6—8 %), у корнеплода сахарной свеклы больше колец сосудистых пучков и меньший размер клеток межкольцевой паренхимы (75 мкн по сравнению с 140 мкн у кормовой свеклы).

В корнеплоде сахарной свеклы наиболее молодые (растущие) ткани сосредоточены в наружных слоях, что создает возможность его роста даже на втором году вегетации.

7.2. Фазы онтогенеза растений первого года жизни

В онтогенезе растений сахарной свеклы первого года вегетации можно выделить период посев — всходы, фазу вилочки, периоды интенсивного формирования листовой поверхности (фазы 2—4-й пары листьев, 6—8-й пары листьев и т. д.), периоды интенсивного роста массы корнеплода и интенсивного накопления сахарозы в корнеплоде. Эти периоды тесно взаимосвязаны.

Посев — всходы. Прорастание семян в почве начинается после того, как околоплодник и семя набухнут, впитав влагу в 1,5—2 раза больше своей массы. Первым в рост трогается зародышевый корешок, который разрывает семенную оболочку, приподнимает

крышечку и выходит наружу. При этом происходит дифференциация гипокотиля, полярное удлинение которого приводит к образованию снизу уходящего вглубь почвы корня, а сверху — к постепенному развертыванию семядолей, в основании которых образуется куполообразный меристематический бугорок — верхушка стеблевой части зародыша с зачатками двух первых настоящих листьев. Период роста проростка от появления семядолей на поверхности почвы до начала развертывания первой пары розеточ-ных листьев называют **фазой вилочки.**

Продолжительность периода от посева до всходов зависит от влажности почвы, глубины посева семян, температуры почвы, а также от массы семени. Зависимость этого показателя от температуры почвы показана ниже.

Температура почвы, °С	Период посев — всходы, сут
1-2	45—60
3-4	25-30
6—7	10-15
10-11	8-10
15—20	3-4

Прорастание семян с повышением температуры, как правило, ускоряется. Кратковременное действие отрицательных температур (до —2 °С) не приводит к гибели проростков. При длительном действии низких температур в фазе вилочки возрастает цветушность растений. Посев обычно проводят при температуре почвы 5—6 °С на глубину 4—6 см, но не более 10 см.

Фаза вилочки. В этой фазе проросток полностью переходит на автотрофное питание, происходит линька корня, после чего начинается утолщение гипокотиля и обозначается форма будущего корнеплода с образованием в его тканях кольцевых меристематических зон.

Период интенсивного роста листьев. Непрерывно возникающие **в** течение онтогенеза листовые бугорки в пазухах предыдущих листьев обеспечивают образование листьев на протяжении всей вегетации, а при создании соответствующих световых и температурных условий — на протяжении многих лет. Одновременно с образованием новых листьев происходит отмирание старых. Эти два противоположно направленных процесса и определяют динамику площади листьев растений сахарной свеклы в онтогенезе. Наглядно онтогенетический ход указанных процессов иллюстрируют кривые нарастания в онтогенезе суммарной площади всех выросших и всех отмерших листьев на растении (рис. 83). Расстояние между этими кривыми соответствует средней продолжительности жизни листового аппарата. Аналогичные кривые могут быть построены и для динамики нарастания суммарной массы выросшей

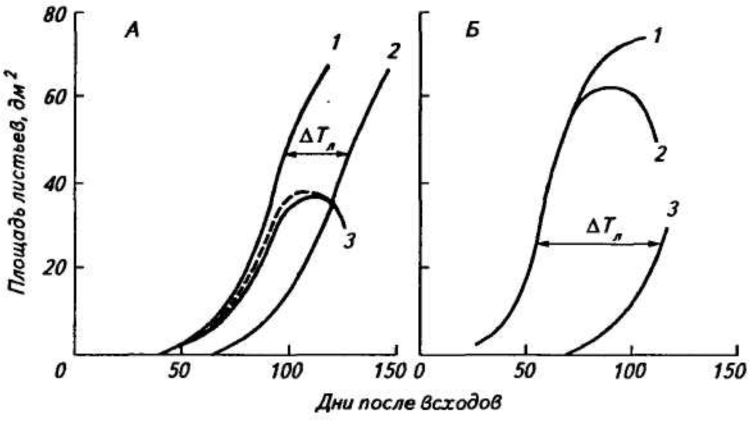


Рис. 83. Динамика площади листьев сахарной свеклы в онтогенезе при выращивании в Киевской (А) и Ивановской (Б) областях:

1—площадь закончивших рост листьев; *2*— площадь отмерших листьев; *3* — общая площадь всех листьев; $\Delta T_л$ — средняя продолжительность роста листьев

и отмершей ботвы, которые дают возможность оценивать также и потери массы ботвы на отмирание.

Отмирание листового аппарата начинается через 50 дней со дня всходов, через 30—40 дней скорость отмирания уравнивается со скоростью его образования. Поэтому площадь листьев растения и посева достигает максимума на 80—100-й день после всходов, затем происходит довольно быстрое падение к концу вегетации (к 120—140-му дню после всходов).

7.3. Водный режим

Водообеспеченность — один из решающих факторов получения высокого урожая свеклы. Одним из показателей эффективности использования воды является транспирационный коэффициент (ТК). Сахарная свекла характеризуется гораздо меньшим ТК, чем многие другие культуры. В зависимости от влажности почвы, урожая, сорта и условий года он колеблется от 130 до 370, для кормовой свеклы — от 220 до 480, причем с увеличением массы корня ТК обычно падает.

Испарение воды с единицы площади посева за 1 сут у свеклы также меньше, чем у пшеницы и ржи. Эти данные наряду с относительно низкими величинами ТК дают основание относить свеклу к растениям, экономно расходующим воду и относительно засухоустойчивым.

При массе корнеплода около 400—500 г на транспирацию за весь период вегетации расходуется около 30—35 л воды. При 60%-ной влажности почвы расход воды составляет: на 1 г сырой массы корнеплода 70—80 г, на 1 г сухой массы всего растения 220—260 г, на 1 г сахара в корне 450—500 г. Для покрытия транспирации свеклы за сезон при урожайности 400—500 ц/га необходимо 300—400 т воды.

Сравнительно меньшая депрессия урожайности свеклы в годы с недостаточным количеством влаги по сравнению с другими культурами объясняется как ее анатомо-физиологическими свойствами, обусловливающими засухоустойчивость, так и наличием мощной глубоко идущей корневой системы, интенсивно развивающейся с первых же фаз роста. Свекла характеризуется длинным вегетационным периодом, позволяющим использовать даже поздние летние осадки.

Максимальная масса корнеплода в зависимости от сорта, концентрации почвенного раствора и погодных условий отмечена при 60 % НВ. Сахаристость, наоборот, обычно несколько повышается вплоть до уменьшения влажности почвы до 30 % НВ. Влажность почвы в значительной степени влияет на морфологию корнеплода: недостаточное увлажнение обусловливает удлинение корнеплода, а избыточное, наоборот, приводит к образованию укороченного округлого корнеплода.

Особенности влагообеспечения влияют также на качество сырья. При увеличении влажности почвы до оптимальной содержание азота в корнеплодах в большинстве случаев снижается, а с уменьшением влажности — возрастает. Изменение содержания азотистых веществ в свекле в большей степени зависит от влажности почвы при низких концентрациях почвенного раствора. При высоких концентрациях питательных веществ количество вредного азота увеличивается.

Колебания в расходовании воды свеклой по отдельным периодам вегетации велики. Они определяются мощностью развития растений, изменениями температуры и влажности окружающей среды (почвы и воздуха), концентрацией почвенного раствора. Установлена определенная общая закономерность: наибольшее испарение воды свеклой первого года происходит в конце июля — начале августа, заметно меньшее — в октябре и июне, а наименьшее — в мае. В мае листовая поверхность обычно еще невелика и транспирация достигает лишь нескольких граммов в сутки на одно растение. В знойные июльские или августовские дни испарение сильно облиственного, хорошо развитого свекловичного растения достигает 1—2 л воды в сутки.

Если вегетационный период с 15 мая по 15 октября разделить на три равные части (по 50 дней в каждой), то соотношение количества испаренной воды за каждый из этих периодов

будет примерно 1:9:3. Таким образом, период, приходящийся на конец июля — начало августа, является критическим в отношении влагообеспеченности. Недостаток влаги именно в этот период, когда растение имеет большую листовую поверхность, ведет к резкому нарушению водного баланса, завяданию растения, торможению его роста, фотосинтеза и к задержке оттока пластических веществ, что губительно отражается на урожае свеклы.

Засуха в этот период приводит не только к снижению урожая и сахаристости, но и к увеличению содержания азота в свекле, т. е. ухудшает качество сырья. Наибольший урожай свеклы получают, когда она обеспечена влагой не только в июле — августе, но и в другие периоды роста. Лишь в самом конце вегетации желательно относительно меньшее количество осадков, поскольку их излишек в этот период, как правило, приводит к снижению сахаристости свеклы.

Для высадков, т. е. растений второго года жизни, оптимальна влажность почвы 80 % НВ. Резкие колебания влажности вызывают снижение урожая семян, более выраженное у сахаристых сортов по сравнению с урожайными.

Транспирационный коэффициент у высадков составляет около 725, т. е. значительно выше, чем у свеклы первого года. Максимальная транспирация у высадков наблюдается в конце июня — начале июля, т. е. на месяц раньше, чем у свеклы первого года. Этот период наиболее интенсивного развития испаряющей поверхности зеленой массы семенников совпадает с периодом их цветения.

7.4. Формирование и активность фотосинтетического аппарата

Рост листьев. Площадь листьев сахарной свеклы играет решающую роль в формировании массы корнеплодов. Установлено, что масса корнеплода при уборке тесно коррелирует (с коэффициентом корреляции 0,9) с максимальной площадью листьев растения (площадью листьев в середине вегетации). Поэтому важно знать, как влияют условия выращивания и абиотические факторы среды на формирование и длительность функционирования листового (фотосинтетического) аппарата сахарной свеклы.

Скорость появления, продолжительность роста и время функционирования листьев зависят от температуры, водного и светового режима и условий минерального питания.

Динамику площади листьев растения в онтогенезе (кривая 3) можно наглядно изобразить в виде кривых нарастания площади всех выросших (кривая 1) и всех отмерших (кривая 2) листьев

(см. рис. 83). Причем расстояние между кривыми 1 и 2 соответствует средней продолжительности жизни листового аппарата растения ΔТл. Рассмотрим, как отдельные факторы влияют на рост листьев.

Температура. С повышением температуры от низких (0—5 °С) до оптимальных значений (у большинства C_3-видов высших растений 20—25 °С) происходит ускорение клеточного деления. Поэтому повышение среднесуточных температур в этих пределах приводит к сокращению интервалов между появлением очередных листьев. Однако при этом сокращается продолжительность жизни выросшего (закончившего рост) листа в результате ускорения процессов старения клеток.

Из кривых нарастания площадей всех закончивших рост и отмерших листьев, построенных по данным опытов в Киевской и Ивановской областях, видно, что средняя продолжительность жизни листьев сахарной свеклы в условиях более прохладного климата Ивановской области примерно в 1,6 раза больше, чем в Киевской области.

Для количественной оценки влияния среднесуточной температуры ($Тс_с$) на скорость развития растений предложена функция F ($Тс_с$) в относительных единицах в виде температурной поправки к скорости развития:

$$F(Тс_с) = (Тс_{опт} - Тс_{мин}) / (Тс - Тс_{мин}),$$

где $Тс_{опт}$, $Тс_{мин}$ и Тс — оптимальное, минимальное (при котором прекращается деление клеток) и фактическое значения среднесуточных температур, °С.

По этой же формуле можно оценивать сокращение продолжительности жизни листового аппарата при повышении среднесуточной температуры. У сахарной свеклы значение $Тс_{мин}$=5°С, $Тс_{опт}$ = 20-25°С.

Водный режим растений. Водный дефицит ингибирует морфогенез в основном через ингибирование роста клеток растяжением. Поэтому при недостатке воды подавляется процесс развертывания листьев уже после инициации их роста и увеличивается продолжительность роста листовой пластинки, но сокращается период жизни закончившего рост листа. В результате при водном дефиците несколько удлиняется интервал между появлением очередных листьев, значительно уменьшается площадь листовых пластинок, однако увеличивается средняя продолжительность жизни листьев благодаря замедлению роста листовых пластинок. Вместе с тем недостаток влаги слабо влияет на количество живых листьев на растении (табл. 53), одновременно усиливая реутилизацию метаболитов из отмирающей ботвы.

53. Влияние водного режима на формирование листового аппарата сахарной свеклы

Показатель	Число дней после всходов	Варианты опыта			
		Контроль	Семидневная засуха		Четырехкратная засуха по 7 дней с недельным интервалом
			на 40-й день после всходов	на 50-й день после всходов	
Площадь листьев, дм^2	75	41	34	17	22
	105	30	40	26	28
Интервал между появлением очередных листьев, сут	55	1,4	2,3	1,4	2,4
	75	1,0	0,8	2,3	1,6
	105	2,4	2,2	2,8	1,9
Число листьев	105	23	30	26	26
Площадь среднего листа, см^2	75	179	127	98	116
Средняя продолжительность жизни листьев, сут	105	43	55	63	66
Коэффициент реутилизации метаболитов ботвь	105	0,32	0,39	0,43	—

Минеральное питание. Дефицит азота, подобно засухе, тормозит рост клеток растяжением, увеличивает продолжительность роста листовых пластинок и ускоряет отмирание зрелых листьев в связи с усилением процессов реутилизации азота из клеток. Поэтому снижение дозы NPK в питательной смеси приводит к резкому уменьшению площади листьев растения в первую очередь из-за недостатка азота (табл. 54).

54. Сырая масса растения, максимальная площадь листьев и сахаристость корнеплода сахарной свеклы сорта Ялтушковская односемянная при разном минеральном питании

Вариант опыта	Масса ботвы, г	Площадь листьев, дм^2	Масса корнеплода, г	Соотношение массы ботвы и корнеплода	Сахаристость, %
NPK	183,0	350	518	0,35	17,3
0,5 NPK	48,0	240	402	0,12	19,6
0,1 NPK	7,5	30	35	0,21	17,2
NP	127,0	140	140	0,91	11,5
N 0.1PK	68,0	—	248	0,27	17,6

Дефицит фосфора, как и азота, тормозит рост листьев, однако в отличие от дефицита азота не ускоряет их отмирание. Дефицит калия не оказывает влияния на рост клеток и интервал между появлением листьев, однако вызывает повреждения и быстрое отмирание зрелых листьев. Вместе с тем даже острый дефицит калия

сравнительно слабо влияет на среднюю продолжительность жизни листьев.

Световой режим. Он оказывает прямое влияние на рост и развитие листового аппарата через фотосинтез (значение суточного газообмена CO_2) растения, определяющий уровень фонда ассимилятов.

Рост площади листьев растения в начале вегетации можно выразить следующей формулой:

$$dL/dT = kL(g\Phi/УПП),$$

где k — коэффициент эффективности превращения усвоенного при фотосинтезе CO_2 в органическое вещество, равный примерно 0,5; L — площадь листьев растения (в фазе вилочки она равна площади семядольных листьев); g— ростовая функция листьев (доля ассимилятов, идущих на рост массы листьев), равная в начале вегетации примерно соотношению массы листьев к массе растений в этот период; Ф — суточный CO_2 газообмен растения; УПП — удельная поверхностная плотность листьев.

На рисунке 84 показана динамика площади листьев растений сахарной свеклы сорта Белоцерковская односемянная 45 при естественном световом режиме и при 4- и 8-кратном затенении. Видно, что при затенении замедляется рост площади листьев при одновременном уменьшении скорости их отмирания и сахаристости корнеплодов, но возрастает соотношение сухой массы ботвы и корнеплодов.

Фотосинтез листьев. Показателями активности фотосинтетического аппарата листьев являются интенсивности видимого (наблюдаемого) и истинного (видимый фотосинтез + темновое дыха-

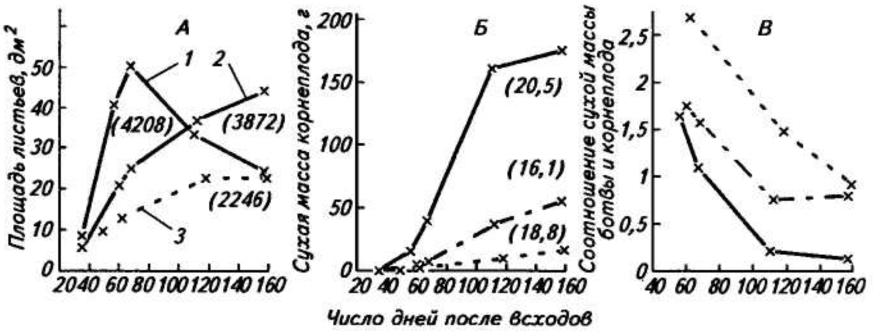


Рис. 84. Изменение площади листьев *(А),* сухой массы корнеплода *(Б)* и соотношения сухой массы ботвы и корнеплода *(В)* в онтогенезе растений сахарной свеклы сорта Белоцерковская односемянная 45 на контроле (1), при 4-кратном (2) и 8-кратном (3) затенении. (В скобках приведены: на *А* — ФП, дм^2·сут, на *Б*— сахаристость, % сухого вещества)

ние) фотосинтеза. У C_3-видов растений, к которым относится и сахарная свекла, фотосинтез (ассимиляция CO_2) сопровождается фотодыханием — скрытым процессом выделения CO_2 на свету. Фотодыхание связано с метаболизмом ФГК в цикле Кальвина с участием основного фермента фотосинтеза — РБФК/О и трех органелл клетки: хлоропластов, пероксисом и митохондрий, что сопровождается синтезом гликолевой кислоты, аланина и серина. Один из методов оценки интенсивности фотодыхания — определение разности между интенсивностями фотосинтеза при низкой (около 1 %) концентрации кислорода, когда фотодыхание подавлено, и при естественной концентрации.

Интенсивность фотосинтеза листа у сахарной свеклы определяется прежде всего его *возрастным состоянием.* Так, ИФ листа среднего яруса, как видно из рисунка 85, достигает максимума на 10—20-й день после его появления, затем по мере старения постепенно снижается.

Условия влагообеспеченности. Они неоднозначно влияют на ИФ сахарной свеклы. На рисунке 86 изображены световые кривые фотосинтеза листьев среднего яруса у сахарной свеклы, выращиваемой при влажности почвы 70 и 35 % НВ. Видно, что интенсивность фотосинтеза растений в условиях пониженной, но постоянной влажности почвы лишь ненамного ниже, чем у растений, выращиваемых при оптимальной влажности почвы (кривые 1 и 2). Это — показатель высокой адаптивной способности растений сахарной свеклы и ее фотосинтетического аппарата к стационарному дефициту влаги. Об этом же свидетельствует аналогичная зависимость интенсивности фотосинтеза листьев на указанных вариантах влажности почвы от водного

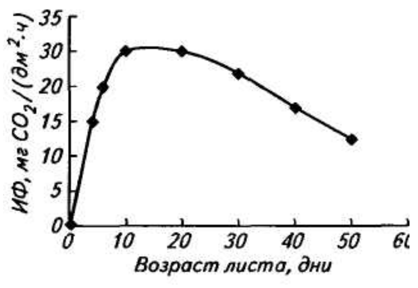


Рис. 85. Изменение интенсивности фотосинтеза листа среднего яруса в зависимости от его возраста

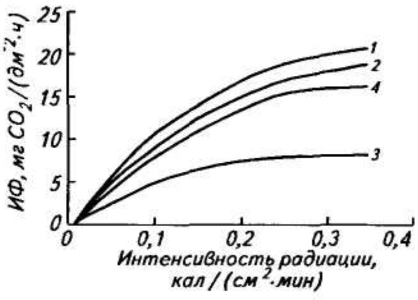


Рис. 86. Световые кривые фотосинтеза листьев сахарной свеклы, выращиваемой при влажности почвы 70 % НВ (1) и 35 % НВ (2) по данным измерений 27.08 и 20.09 *(4)* и у растения, переведенного с 70%-ной на 35%-ную влажность почвы (3)

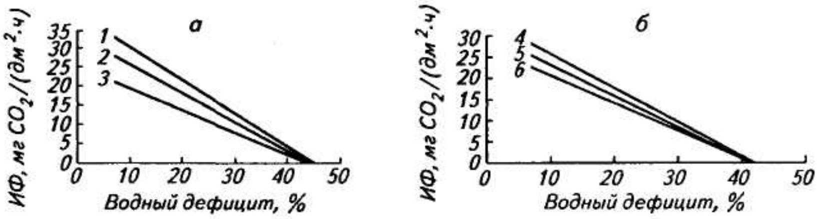


Рис. 87. Зависимость интенсивности фотосинтеза листьев сахарной свеклы, выращиваемой при влажности почвы 70 (а) и 35 % НВ (б) и определяемой в июле (1, *4),* августе *(2,* 5) и сентябре *(3,* б), от водного дефицита листа

дефицита листа (рис. 87). Вместе с тем при быстром переводе растений с 70%-ной на 35%-ную влажность почвы происходит глубокое ингибирование фотосинтеза с частичным его восстановлением только через 20 дней (см. кривую 3 на рис. 86 и кривую 5 на рис. 87 *а;* рис. 88).

Наряду с влагообеспеченностью заметное влияние на интенсивность фотосинтеза оказывают условия *минерального питания.* На рисунке 89 представлены световые кривые листьев растений, выращиваемых на полной питательной смеси (NPK) и при исключении из питательной смеси калия (NP) или фосфора (NK). Видно, что при отсутствии калия ИФ молодого листа остается довольно высокой, а при отсутствии фосфора она намного ниже, чем у растений на полной питательной смеси. В опытных вариантах меньше квантовый выход фотосинтеза, о чем

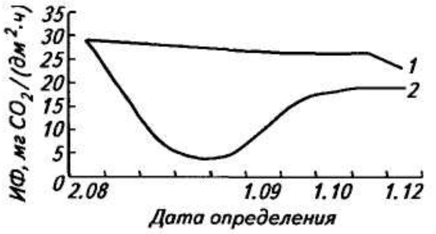


Рис. 88. Динамика ИФ листьев сахарной свеклы, выращиваемой при влажности почвы 70 % НВ (1) и переведенной с 70%-ной на 35%-ную влажность почвы (2). (Дневные температуры воздуха 20—25 °С, относительная влажность воздуха 60—70 %)

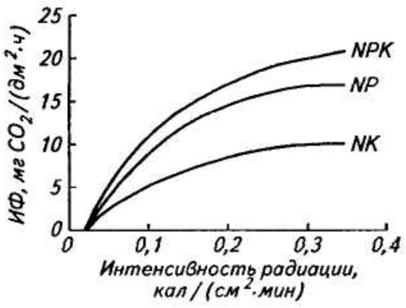


Рис. 89. Световые кривые листьев среднего яруса растений сахарной свеклы, выращиваемой на полной питательной смеси (NPK) и при исключении из питательной смеси калия (NP) или фосфора (NK)

свидетельствует меньший угол наклона восходящей части световой кривой.

Световой режим, при котором постоянно выращивали растения сахарной свеклы, слабо влияет на параметры фотосинтетического аппарата листьев, за исключением мезофилльного сопротивления диффузии CO_2 и содержания пигментов (табл. 55).

55. Фотосинтетнческие параметры листьев гибридов сахарной свеклы, выращиваемых в различных условиях освещенности, на 60—70-й день после всходов*

Показатель	Юбилейный		Примахилл	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Фотосинтез:				
мг CO_2/(дм^2 • ч)	28,7	23,8	30,4	29,5
мг CO_2/г • ч	7,0	8,2	8,0	9,8
Диффузионное сопротивление (CO_2), с/см:				
листовое	3,7	4,4	4,2	4,1
мезофилльное	3,6	5,0	3,0	4,1
Хлорофилл а:				
мг/дм^2	3,43	3,32	3,90	2,53
мг/г	1,36	1,43	1,19	3,01
Хлорофилл b:				
мг/дм^2	0,84	0,39	3,01	0,79
мг/г	0,33	0,28	1,29	0,34

* **В** расчете на площадь и сырую массу листьев.

Примечание. Контроль — естественный (100%-ный) уровень освещенности, опыт — пониженный (60%-ный) уровень освещенности.

Содержание углекислоты как один из субстратов фотосинтетической реакции оказывает заметное влияние на ИФ листьев сахарной свеклы, о чем свидетельствует углекислотная кривая фотосинтеза (рис. 90). При 10-кратной разнице в освещенности в крайних вариан-

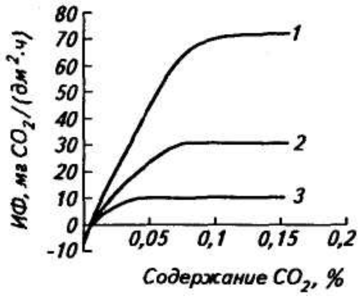


Рис. 90. Зависимость интенсивности фотосинтеза листьев среднего яруса от концентрации CO_2 при интенсиввостях ФАР 400 Вт/м^2 (7), 140 *(2)* и 40 Вт/м^2. Температура воздуха 25 °С

тах выращивания ИФ на плато фотосинтеза отличалась более чем в 7 раз.

У сахарной свеклы наряду с листьями некоторой фотосинтетической активностью обладают и черешки, содержащие небольшое количество хлоропластов. Однако даже при высокой интенсивности света (около 300 Вт/м^2) ИФ черешков примерно в 10 раз меньше, чем листовой пластинки, а при 100 Вт/м^2 она равна нулю, уравновешивая дыхание. Таким образом, фотосинтез черешков лишь ненамного компенсирует расходы на темновое дыхание.

Что касается фотосинтеза посева, то он в значительной мере определяется индексом листовой поверхности (ИЛП) и особенно его максимальным значением в середине вегетационного периода, когда формируется основная часть урожая корнеплодов. Фотосинтез посева в условиях, близких к оптимальным по температурному и водному режиму, зависит в первую очередь от плотности потока приходящей ФАР и распределения ее между листьями разных ярусов в посеве. Интенсивность фотосинтеза ценоза сахарной свеклы возрастает с увеличением ИЛП примерно до 5, а оптимальное значение листового индекса для формирования максимального хозяйственного урожая у современных сортов и гибридов сахарной свеклы не превышает 5—6.

7.5. Темновое дыхание

Наряду с фотосинтезом темновое дыхание является второй важной составляющей продукционного процесса. Интенсивность темнового дыхания (ИД) растений во многом зависит от содержания азота в тканях, поэтому представляет интерес ее изучение в расчете на массу азота. Данные таблицы 56 показывают, что при расчете ИД на единицу массы азота —Ry(N) диапазон изменчивости дыхательной активности независимо от органов сужается до 45-60 мг CO_2/(г N·ч).

Коэффициент дыхания на рост у растений сахарной свеклы составляет около 0,2. Коэффициент дыхания на поддержание снижается в онтогенезе. Среди органов Rm достигает наибольших значений у листьев, минимальных — у корнеплодов, а черешки листьев занимают промежуточное положение.

Дыхание, как и любой ферментативный процесс, сильно зависит от температуры. Эта зависимость выражается формулой

$$R = R_{min} [1 + \exp 0,076 (t - 5 °C],$$

где R_{min} — интенсивность дыхания при температуре 10 °С.

56. Параметры дыхания различных органов сахарной свеклы в онтогенезе

Показатель	Дата измерения	Лист	Черешок	Корнеплод
Ry	25.07	2,0	1,0	—
Rm		0,028	0,015	—
Ry	13.09	2,0	0,8	0,65
Rm		0,028	0,012	0,010
Ry	02.10	1,4	0,6	0,33
Rm		0,022	0,010	0,005
Содержание N, %		3,54	1,4	0,73
Ry(N)		59,5	57,1	45,0

Примечание. Ry — интенсивность дыхания, мг CO2/(г сухой массы • ч) и Ry(N) — интенсивность дыхания, рассчитанная на единицу массы азота, мг CO2/(г N • ч); Rm — коэффициент дыхания на поддержание, г/(г • сут) при 20 °С.

7.6. Донорно-акцепторные отношения

У высших растений как автотрофных организмов в процессе фотосинтеза на свету в хлоропластах создаются первичные органические соединения преимущественно в виде углеводов, которые затем сразу либо после временного депонирования в хлоропластах — в виде крахмальных зерен или в цитоплазме клеток — в виде сахарозы, а также в межклеточном пространстве используются для ростовых процессов либо запасаются в репродуктивных или запасающих органах. Из углеводов в последующих реакциях дыхательного метаболизма образуются органические вещества (белки, липиды, органические кислоты и т. д.), используемые для создания структур растительного организма. В связи с этим растительный организм можно рассматривать как авторегуляторную донорно-акцепторную систему, состоящую из органов, производящих и потребляющих ассимиляты.

Растение сахарной свеклы первого года вегетации в целом на первый взгляд представляет собой по сравнению с другими видами растений (например, с плодовыми, многими овощными и т. д.) простую донорно-акцепторную систему, где донором является листовой аппарат (розетка листьев с черешками), а акцептором — корни и корнеплод. На самом же деле в онтогенезе свеклы происходят достаточно сложные изменения донорно-акцепторных взаимоотношений между отдельными органами и частями растения. В самом начале процесса прорастания зародыша семени донором является перисперм, запасные вещества которого обеспечивают формирование семядолей и рост корней. После выхода семядолей на поверхность почвы, в фазе вилочки, переходя на автотрофное питание, они начинают выполнять роль донора, обеспечивая ассимилятами формирование первой пары розеточных

листьев и рост корней. В дальнейшем листья всех ярусов в начальный период своего роста являются потребителями сначала «чужих», а потом «собственных» ассимилятов до достижения площади листа 60—70 % от конечных размеров, когда количество синтезируемых ими ассимилятов начинает превышать расходы на собственный рост (листовой пластинки и черешка) и на тем-новое дыхание. После этого листья становятся донорами ассимилятов, и их донорная функция достигает максимума в момент прекращения роста листа. При отмирании ботвы листья начинают выполнять функцию «пассивных доноров» в процессе частичной реутилизации их метаболитов. Эффективность реутилизации (ЭР) этих метаболитов (%) рассчитывают по формуле

$$ЭР=100(М_б-М_{ботм}/М_б),$$

где $М_б$ и $М_{ботм}$ — масса сухого вещества ботвы соответственно до начала старения и после полного отмирания.

Рост и развитие растений в онтогенезе в разных экологических условиях внешней среды определяются как прямым влиянием факторов внешней среды на процессы морфогенеза, так и приоритетностью распределения ассимилятов на рост отдельных органов и частей растения. Такие факторы, как световой режим и концентрация СО2, оказывают влияние на рост и морфогенез растений путем изменения уровня фонда ассимилятов в растении, который определяется суточной суммой газообмена СО2 растения—суммой разности дневной суммы фотосинтеза и суммы ночного дыхания.

Существует следующая приоритетность распределения ассимилятов на процессы дыхания и роста: дыхание на поддержание клеточных структур — рост клеток делением — рост клеток растяжением — рост корней — рост корнеплода. Это означает, что при дефиците ассимилятов (например, при недостатке света) они используются в первую очередь на темновое дыхание и рост меристематических тканей и в последнюю очередь на рост запасающих органов.

У растений сахарной свеклы зона наиболее активных потребителей ассимилятов локализована преимущественно в листовой розетке. Это определяет сложные конкурентные взаимоотношения за ассимиляты, с одной стороны, между растущими листьями листовой розетки и, с другой стороны, между листовой розеткой, корневой системой и корнеплодом как органом, выполняющим преимущественно функцию запасания ассимилятов. Температура, водный дефицит и минеральное питание оказывают на процессы морфогенеза растений прямое действие при помощи изменения скоростей роста клеток путем деления и растяжения, что предопределяет специфику действия этих факторов прежде всего на рост и развитие листового аппарата.

7.7. Продукционный процесс

Потенциал продуктивности существующих сортов и гибридов сахарной свеклы и по урожайности корнеплодов, и по их сахаристости весьма высок, но реализуется в лучшем случае на 30 %. Для более полной его реализации необходимы правильный выбор предшественника, формирование оптимальной густоты стояния растений при оптимальном размещении их на площади посева, оптимизация минерального питания растений и защита их от болезней, вредителей и сорняков. На конечную урожайность и сбор сахара влияют также сроки посева и особенно сроки уборки. Поскольку сахарную свеклу не выращивают в зоне орошения, на урожайность могут оказывать значительное влияние неблагоприятные условия водного режима в течение вегетационного периода. Рассмотрим условия выращивания, определяющие урожайность культуры.

Минеральное питание. Важнейшим элементом минерального питания растений является *азот,* входящий в состав всех белков и ферментов, в том числе РБФК/О. Оптимальное азотное питание растений сахарной свеклы способствует быстрому формированию высокоактивного листового аппарата в первой половине вегетации. Однако избыток азотного питания во второй половине вегетации тормозит рост корнеплода и процесс сахаронакопления вследствие напряженных конкурентных взаимоотношений за ассимиляты между активно растущей розеткой листьев и корнеплодом. Наилучшей формой азотных удобрений для сахарной свеклы, особенно на подзолистых почвах и черноземах, является натриевая селитра. Другие формы азотных удобрений по значимости можно расположить в следующий ряд в порядке убывания: кальциевая селитра — мочевина — аммиачная селитра — сульфат аммония — цинамид кальция. Вторым по значимости в минеральном питании сахарной свеклы является *фосфор,* причем эффективность поглощения растениями азота и фосфора взамосвязана: при плохой обеспеченности растений азотом поглощение фосфора сокращается, и наоборот. В улучшенном фосфорном питании растения сахарной свеклы особенно нуждаются в начале вегетации, когда их корневая система развита еще слабо. Оптимизация фосфорного питания повышает $К_{хоз}$ и сахаристость корнеплодов.

Калий играет важную роль в регуляции тургора и поддержании pH клеток, участвует в реакциях фосфорилирования и активизирует около 20 ферментов и ферментных систем. Свыше 80 % калия содержится в клеточном соке, остальная часть адсорбирована коллоидами, менее 1 % — в митохондриях. Больше всего калия в растущих частях растений. Калий легко реутилизируется и больше всего содержится в нетоварной части урожая. При снижении содержания калия в средних листьях соответственно до 0,2—0,3 %

начинается их отмирание. При исключении калия из питательной смеси в листьях свеклы значительно возрастает содержание натрия. Внесение калийных удобрений особенно эффективно на торфяных и песчаных почвах — значительно повышается сахаристость корнеплодов.

Сахарная свекла является умеренным галофитом. *Натрий* замещает в старых листьях калий, способствуя передвижению его в молодые листья и оттоку углеводов в корнеплод. Внесение натрия в почву оказывает положительное влияние на урожайность и сахаристость корнеплодов только при оптимальном обеспечении растений калием.

В кислых почвах наблюдается недостаток *кальция,* что вызывает угнетение развития корневой системы, загнивание корней. Сахарная свекла относится к культурам, наиболее чувствительным к кислотности почв, поэтому при ее выращивании необходимо известкование кислых почв.

Из микроэлементов наиболее важное значение для растений сахарной свеклы имеет *бор,* содержание которого достигает 32 мг/кг, а вынос с урожаем составляет 136—272 г/га по сравнению с 21—67 г/га у зерновых культур. При недостатке бора нарушается отток углеводов из листьев в корнеплод, который страдает от гнили сердечка. Известкование кислых почв приводит к связыванию бора с известью с образованием слаборастворимых соединений. Поэтому на таких почвах высокоэффективен боратовый суперфосфат.

Оптимизация состава и дозы макро- и микроэлементов с учетом их содержания в почве и выноса с урожаем — необходимое условие более или менее полной реализации потенциала продуктивности сортов и гибридов сахарной свеклы.

Сахарная свекла выносит с урожаем большое количество минеральных элементов. Так, при урожайности корнеплодов 30 т/га и соответствующей массе ботвы на черноземных почвах выносится 150—180 кг/га азота, 50—60 P_2O_5 и около 200 кг/га K_2O. Наибольшее количество азота выносится с массой листьев и корнеплодов, калия — в основном с массой листьев и в 2—3 раза меньше с массой корнеплодов, а вынос фосфора в 7—8 раз меньше выноса азота (табл. 57).

57. Содержание N, P и K в листьях, черешках и корнеплоде сахарной свеклы при уборке и вынос этих элементов при урожайности 45 т/га

Орган растения	Содержание элемента, % на сухое вещество			Вынос элемента, кг/га		
	N	P_2O_5	K_2O	N	P_2O_5	K_2O
Листья	3,54	0,48	3,02	118	15	174
Черешки	1,40	0,36	2,56	27	5	47
Корнеплод	0,73	0,15	0,82	116	19	76

Роль черешков в выносе минеральных элементов незначительна из-за малой доли в биологическом урожае. Соотношение сухой массы черешков и ботвы практически одинаковое у разных сортов и гибридов: спустя 50 сут после всходов оно составляет 0,5 + 0,05.

Величина выноса элементов зависит от дозы удобрений, типа почвы и метеорологических условий в течение вегетации. Эффективность азотных удобрений выше на серых лесных почвах, но невысока на черноземах и солонцеватых почвах. На серых почвах и выщелоченных черноземах возрастает эффективность фосфорных удобрений. При этом в год внесения эффективность усвоения азота и калия приближается к 80 %, фосфора — около 20 %. В целом соотношение выноса азота фосфора и калия с урожаем сахарной свеклы составляет 1 :0,3 :1,3.

Густота посева. Она формируется с учетом того, что величина оптимального ИЛП в середине вегетации у сахарной свеклы должна составлять от 4 до 5—6. В двухлетних полевых опытах Белоцерковской опытной селекционной станции установлено, что варьирование густоты посева сахарной свеклы от 60—70 до 140—150 тыс. растений на 1 га не оказывает существенного влияния на урожай корнеплодов и сбор сахара (табл. 58). Это объясняется тем, что с повышением густоты посева уменьшается масса корнеплодов отдельных растений, но урожайность не снижается (до определенной степени загущения посева) благодаря увеличению количества растений на единице площади. Вопрос об оптимальной густоте посева следует решать в зависимости от возможностей агротехники и среднемноголетних погодных условий в течение сезона в данной зоне. При высоком уровне агротехники с внесением оптимальных доз удобрений, равномерном размещении растений по площади, применении гербицидов высокие урожаи корнеплодов и сбора сахара могут быть получены при густоте 70—80 тыс. растений на 1 га. Однако при засоренности полей и в засушливых условиях, когда растения не образуют большой листовой аппарат, предпочтительнее густоты до 140—150 тыс. растений на 1 га.

58. Урожайность гибридов сахарной свеклы при различной густоте посевов

Название гибрида	Густота стояния растений, тыс/га	Урожайность, т/га	Сахаристость, %	Сбор сахара, т/га
Юбилейный	60—70	39,8	15,0	6,0
	100—110	39,2	15,0	5,9
	140—150	39,2	15,2	5,9
Примахилл	60—70	46,2	14,4	6,6
	100-110	46,3	14,9	6,9
	140—150	45,6	14,5	6,5

Водный режим. Сахарную свеклу, как правило, не выращивают при орошении, поэтому колебания водного режима почвы на протяжении вегетации могут оказать существенное влияние на ее

продуктивность и сбор сахара. Из данных таблицы 59 видно, что на рост корнеплодов наиболее отрицательно влияет засуха в июле — в период максимальной площади листьев растения, а на сахаристость корнеплодов — в августе —в период интенсивного сахаронакопления.

59. Влияние трехнедельной засухи в июне — сентябре на массу корнеплода и сахаристость

Показатель	Контроль	Засуха			
		июнь	июль	август	сентябрь
Масса корнеплода, г/раст.	738	512	337	462	471
Ботва/корнеплод	0,43	1,14	1,59	0,76	0,16
Сахаристость, %	16,5	14,7	13,9	12,7	18,6
Сбор сахара, г/раст.	121,3	75,0	47,0	59,0	88,0

Наименьшее влияние на показатели продуктивности оказала засуха в июне и сентябре. В первом случае оставался еще длительный период для формирования ассимиляционного аппарата и роста корнеплода. При засухе в сентябре ингибирование роста листового аппарата привело к снижению конкуренции за ассимиляты между листовой розеткой и корнеплодом, в результате чего сахаристость корнеплодов повысилась.

К числу наиболее значимых факторов, определяющих урожайность, относится также правильный выбор сортов и гибридов, адаптированных к условиям выращивания. Данные сравнительного изучения потенциала продуктивности существующих сортов и гибридов при выращивании их в условиях, приближающихся к оптимальным, немногочисленны. В таблице 60 приведены результаты шестилетних полевых опытов Белоцерковской опытной селекционной станции (БЦОСС) по определению потенциала продуктивности сахарной свеклы.

60. Сравнительная характеристика потенциала продуктивности некоторых сортов и гибридов сахарной свеклы (по данным полевых опытов на БЦОСС)

Сорт, гибрид	Урожай-ность, т/га	Сахарис-тость, %	Сбор сахара, т/га		Отношение массы отмершей ботвы к массе корнеплодов
			при уборке	на 50-й день	
Ялтушковская 30 (1)	45,3	16,6	7,52	—	0,88
Белоцерковская 34 (1)	45,6	16,9	7,71	—	0,84
Белоцсрковский полигибрид 19 (1)	45,6	16,4	7,48	—	0,82
Северокавказская 42 (2)	43,9 / 39,7	18,4 / 18,5	8,08 / 7,34	7,4	0,51 / 0,70
Белоцерковская 45 (2)	45,6 / 42,8	18,7 / 18,3	8,53 / 7,83	6,2	0,45 / 0,65
Юбилейный (3)	40,8	15,0	6,12	5,5	1,02
Примахилл (3)	46,7	14,8	6,91	4,0	0,60

Примечание. 1 — 1981—1982гг.; 2 —в числителе 1983г., в знаменателе 1984г.; 3- 1985-1986 гг.

Максимальные различия между этими генотипами по урожаю корнеплодов не превышают 14 %, однако по сбору сахара они достигают 40 %, причем наилучшие результаты по этому показателю оказались у сортов Северокавказская 42 и Белоцерковская 45, наихудшие — у гибридов Юбилейный и Примахилл из-за низкой сахаристости корнеплодов (около 15 % по сравнению с 18,4—18,7 % у сортов). Однако в условиях вегетационного опыта сахаристость корнеплодов сорта Белоцерковская 45 и гибрида Примахилл была практически одинаковой — соответственно 17,7 и 17,4 %. Это подтверждает важную роль условий выращивания (регулируемых и нерегулируемых) в реализации потенциала продуктивности генотипов сахарной свеклы.

Сроки посева и уборки. Они оказывают заметное влияние на урожайность корнеплодов и их качество. Субоптимальная площадь листьев ценоза сахарной свеклы (листовой индекс около 2) формируется примерно за 30 сут после всходов, еще через 10—15 сут ИЛП достигает оптимума (свыше 4), который сохраняется в течение 60—70 сут, после чего происходит постепенное ее снижение к концу вегетации (рис. 91). Площадь поверхности черешков, также принимающих некоторое участие в реассимиляции углекислоты, которую они выделяют в процессе дыхания, достигает максимума (1 $м^2/м^2$) в августе — сентябре.

Интенсивное увеличение массы корнеплодов и количества сахара в расчете на единицу площади посева начинается через 40—50 сут после всходов, когда значение листового индекса посева достигает 2. В последующий период начинается почти линейное нарастание сухой массы и сбора сахара с единицы площади посева. В сентябре этот процесс замедляется из-за понижения среднесуточных температур и ухудшения световых условий.

Существует связь между повышением сахаристости и увеличением соотношения сырой массы корнеплодов и ботвы ($M_к/M_б$) в онтогенезе (рис. 92). На линии взаимосвязи этих показателей

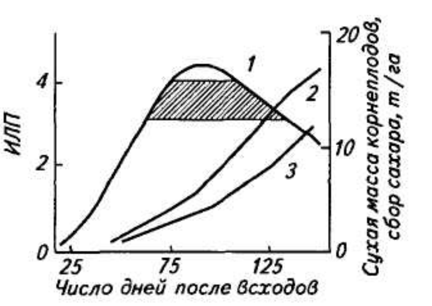


Рис. 91. Динамика ИЛП *(1)*, урожайности корнеплодов (2) и сбора сахара *(3)* в посевах сахарной свеклы. (Заштрихован диапазон оптимальных значении ИЛП)

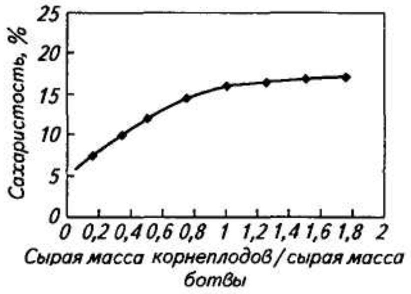


Рис. 92. Зависимость сахаристости корнеплодов от соотношения массы сырого вещества корнеплодов и ботвы

можно выделить две фазы: начальную фазу быстрого повышения сахаристости (примерно до значения $M_к/M_б$ = 0,8) и фазу медленного, практически линейного повышения этого показателя, связанную с дальнейшим увеличением соотношения $M_к/M_б$. Что касается онтогенетической динамики отношения сухой массы корней к сухой массе целого растения, или $K_{хоз}$, то оно возрастает параллельно содержанию сухого вещества в корнеплоде (рис. 93). Не менее интересен также другой показатель — содержание сахара в расчете на массу сухого вещества в корнеплоде. Относительные различия между сортами и гибридами по этому параметру в среднем меньше (1,3 %), чем при расчете показателя сахаристости на сырую массу (6,4 %). Поэтому определение содержания сухого вещества в корнеплодах при оценке их качества весьма важно. Из этих данных также следует, что колебания сахаристости корнеплодов в разных условиях выращивания, определяемые принятым методом, в значительной мере связаны с колебаниями оводненности корнеплодов.

Уборку сахарной свеклы, очевидно, следует проводить в период наибольшей спелости корнеплодов. Под биологической спелостью корнеплодов в первую очередь понимают ботаническую спелость — постепенное затухание физиологических процессов в растении в связи с похолоданием, сокращением продолжительности дня, приводящих к отмиранию ботвы, а также повышение доброкачественности сока, связанное с уменьшением соотношения в корнеплоде несахаров к сахарам и содержания в нем азота.

Повышенное содержание в корнеплоде клетчатки и лигнинов затрудняет процесс его измельчения при переработке, а наличие растворимых форм пектинов усложняет работу агрегатов, что приводит к потерям сахара.

В таблице 61 приведены данные о приростах массы корнеплодов за каждую декаду с июля по сентябрь в России и на Украине. Сокращение продолжительности вегетационного периода за счет ранней уборки всего на 10 дней приводит к недобору урожая корнеплодов на 26—35 ц/га, а если уборка начинается с третьей декады августа, потери могут достигать 100—150 ц/га по сравнению с урожаями, которые можно получить при уборке в октябре. Поскольку в этот период происходит довольно интенсивный рост сахаристости корнеплодов, сокращение периода вегетации на 10 дней снижает сахаристость корнеплодов на 0,4—0,8 % в абсолютных вели-

Рис. 93. Изменение $K_{хоз}$ *(а)* и содержания сухого вещества в корнеплодах (б)

чинах. При ранних сроках уборки также больше потери сахара при переработке корнеплодов вследствие низкого их технологического качества. Так, при уборке с середины августа по сравнению с уборкой в начале октября потери сахара превышают 3—4 т/га (табл. 62). Запаздывание со сроками посева на 10 дней оказывает аналогичное с более ранней на 10 дней уборкой отрицательное влияние на конечную продуктивность.

61. Прирост массы корнеплодов (MJ и динамика сахаристости корнеплодов (СК) в течение вегетация (по данным опытных станции России и Украины)

Показатель	Июль			Август			Сентябрь	
	I	II	III	I	II	III	I	II
Россия								
$М_к$, г	32	44	54	54	49	45	35	26
СК, %		9,3		11,5	12,5	13,8	15,0	15,8
Украина								
$М_к$, г	37	46	52	50	48	43	34	26
СК, %		10,3		11,6	13,2	13,8	15,3	16,0

62. Влияние сроков уборки на урожайность и технологические качества корнеплодов сахарной свеклы

Дата уборки	Урожайность, т/га	Сахаристость, %	Сбор сахара, т/га	Выход сахара при переработке		Потери сахара, %
				%	т/га	
Ялтушковская опытно-селекционная станция (1977—1978 гг.)						
22.08	27	16,2	4,4	12,6	3,4	2,7
22.09	31	17,8	5,3	14,0	4,3	2,4
01.10	39	18,2	7,1	15,1	5,9	2,2
Агрономическая опытная станция (с. Мытница Киевской обл., 1979—1981гг.)						
25.08	39	14,2	5,5	11,0	4,3	2,3
26.09	47	15,9	7,4	13,0	6,1	2,0
14.10	50	17,2	8,5	14,4	7,2	1,9
ВНИИС (г. Рамонь Воронежской оба., 1974—1976гг.)						
01.09	34	17,4	5,9	14,3	4,9	2,2
15.09	38	17,4	6,6	14,7	5,6	1,8
01.10	40	18,6	7,4	15,8	6,3	1,9
Северо-Кавказский филиал ВНИИС (Краснодарский край, 1973—1977гг.)						
25.08	44	15,4	6,7	12,2	5,3	2,3
15.10	54	15,0	8,2	11,5	6,3	2,6

С июля происходит быстрый рост массы и сахаристости корнеплодов с постепенным замедлением в последующие 50—60 дней вегетации.

7.8. Качество урожая

В корнеплоде содержится в среднем 75 % воды, 16—18 сахарозы, 5 мякоти, 2 % растворимых в воде органических несахаров и около 0,5 % золы. Органические несахара состоят из азотистых веществ (около 1,1 %), безазотистых органических несахаров. Азотистые несахара содержат примерно 0,6 % белков и 0,5 % небелкового азота.

Углеводы. Из моно-, ди- и трисахаридов в корнеплодах содержатся в свободном состоянии глюкоза, фруктоза, сахароза, рафиноза, в связанном — галактоза и арабиноза. Из высокополимерных сахаров имеются гемицеллюлоза, целлюлоза и незначительное количество крахмала. В корнеплоде содержится 2—2,5 % пектиновых веществ, в начале вегетации большая часть их находится в растворимой форме, в конце вегетации более 90 % пектиновых веществ представлены нерастворимыми в воде формами, которые откладываются в клеточных стенках. Нерастворимые пектиновые вещества, являясь гидрофильными коллоидами, создают упругую плотную консистенцию корнеплода. Они удерживают значительное количество воды в связанном состоянии и оказывают положительное влияние на устойчивость корнеплодов к действию неблагоприятных условий среды. Количество пектиновых веществ, переходящих при переработке корнеплодов в диффузионный сок, меньше у зрелых корнеплодов и зависит от условий их хранения.

Сапонины представляют собой глюкозиды, способные пениться. Их содержание выше в корнеплодах с более высоким содержанием сахара.

Содержащийся в корнеплодах *азот* подразделяют на белковый, амидоаммиачный и вредный. При производстве сахара удаляют все формы азота, кроме вредного, состоящего из аминокислот, бетаина, пуриновых оснований и нитратов, основная масса которого переходит в патоку. Содержание *жирных кислот* (олеиновой, пальмитиновой, эруковой) составляет 0,13—0,21% в расчете на сырое вещество корнеплода.

Повышенное содержание в корнеплоде клетчатки и лигнинов затрудняет процесс его измельчения при переработке, а наличие растворимых форм пектинов усложняет работу агрегатов, что приводит к потерям сахара. Оценивать качество корнеплодов можно по формуле

$$B = Ds-(5Pp + 25N),$$

где B — выход сахара на массу сырого вещества корнеплодов, %; Ds — сахаристость корнеплодов, %; Pp и N — соответственно содержание золы и вредного азота в массе корнеплода, %.

Процесс сахаронакопления в корнеплоде сахарной свеклы связан с первичным синтезом сахарозы в цитоплазме фотосинте-

зирующих клеток листа и последующим ее транспортом (в некоторых условиях — после временного депонирования в вакуолях) по флоэме в запасающий компартмент корнеплода. Первичный синтез сахарозы происходит при участии фермента сахарозо-фосфатсинтазы (СФС) из уридиндифосфатглюкозы (УДФГ) и фруктозо-6-фосфата с образованием сахарозо-6-фосфата и ури-диндифосфата. В последующем СФС в комплексе с ферментом сахарозофосфатазой расщепляет сахарозо-6-фосфат на сахарозу и неорганический фосфат. В корнеплоде также может происходить автономный синтез сахарозыиз УДФГ с участием фермента сахарозосинтазы (СС). Однако большая часть активности этого фермента проявляется в обратной реакции расщепления сахарозы в присутствии УДФГ для обеспечения метаболитами процессов роста и формирования паренхимных клеток и сосудисто-проводящих пучков. По данным многолетних исследований, в частности опытов с прививками разных форм свеклы (листьев сахарной свеклы на корнеплод столовой свеклы, листьев кормовой свеклы Эккендорф на корнеплод сахарной и т. д.), ткани корнеплода играют доминирующую роль в детерминации его сахаристости. В молодых растущих листьях СФС имеет низкую активность, а кислая фосфатаза, гидролизующая сахарозу, — высокую, что обеспечивает вовлечение сахарозы в ростовые процессы, а в закончивших рост листьях соотношение активностей этих ферментов меняется на обратное.

7.9. Растения второго года жизни

Рост и развитие сахарной свеклы во второй год вегетации до образования ассимиляционного аппарата происходят за счет углеводов и макроэлементов корнеплода. Поэтому в первый период после высадки масса корнеплода уменьшается, затем, после образования листового аппарата, она несколько возрастает за счет притока из листьев отличных от сахарозы форм углеводов, белков и т. д. При этом корнеплод становится более деревянистым, в нем возрастает содержание глюкозы и фруктозы с преобладанием глюкозы. К концу вегетации увеличивается содержание гемицеллюлозы и клетчатки.

Сразу после высадки корнеплода в почву происходят рост листьев и развитие листовой розетки, а на 20—30-й день начинается интенсивный рост облиственных цветоносных побегов. Цветоносные побеги отличаются верхушечным ростом, поэтому в их верхних частях формируются мелкие наименее полноценные клубочки, а в нижних частях — самые крупные более спелые соплодия. Из-за растянутости во времени процессов заложения соцветий, цветения и плодообразования на побеге формируются семена не одинаковой степени спелости.

По особенностям морфологии выделяют три типа высадочных кустов, отличающихся наличием: 1) только одного более или менее ветвящегося центрального побега (тип I), 2) центрального побега и нескольких отходящих от головки корнеплода побегов (тип II) и 3) нескольких побегов одинаковой мощности, отходящих от головки корнеплода, при отсутствии центрального побега (тип III). Кусты II типа дают обычно наиболее высокий урожай семян. Самый развитый центральный побег формируется в центре головки корнеплода, из пазушных почек которого вырастают побеги второго порядка.

Цветки свеклы обоеполые, пятерного типа, с простым околоцветником. В процессе плодообразования каждый цветок с одним зачатком семени превращается в односемянный плод, а соцветия-клубочки — в соплодия-клубочки, причем в каждом соплодии в зависимости от числа сросшихся цветков будет несколько плодиков. У односемянных сортов сахарной свеклы на всех побегах одиночные цветки-клубочки, после оплодотворения которых образуются плоды-клубочки. Наибольшая масса клубочков формируется в нижних и средних частях ветвей, наименьшая — в верхней части. В селекционной работе для обеспечения наилучшего переопыления и проявления эффекта гетерозиса широко используют цитоплазматическую мужскую стерильность (ЦМС) у одного из компонентов для скрещивания.

Корневая система семенников углубляется в почву не одним стержневым корнем, а несколькими корнями, которые в неблагоприятных условиях распространяются преимущественно в верхних слоях почвы, в связи с чем водный режим растений первого года вегетации и семенников различается.

Цветение начинается обычно на 40—50-й день после посадки. Первыми распускаются цветки, расположенные ближе к основанию верхней трети главного побега. Различные высадки цветут от 20 до 40 дней, отдельные побеги 14—19 дней, ветви первого порядка —7—14 дней, второго порядка — около 7 дней. Цветение отдельного цветка (от раскрытия чашелистиков до полного осыпания пыльцы) длится 6—7 ч. Семена формируются в течение 24—26 дней.

Наиболее быстро высадочные растения растут от начала стеблевания до цветения. Между сахаристостью корнеплода, нарастанием общей массы семенника и урожаем семян прямой связи нет. Однако существует связь между урожаем семян и массой корнеплода, хотя более мелкие молодые корнеплоды растений летнего посева иногда дают более высокий урожай. Семенная продуктивность наивысшая из корнеплодов, которые хранили при температуре 3—5 °С.

Семенники характеризуются неоднородностью состава популяции, в связи с чем до начала цветения проводят улучшающие отборы с выбраковкой дефектных семенников, что позволяет повысить среднюю всхожесть семян на 8 % и более. Для подавления

роста верхушек цветоносных побегов используют способ химической пинцировки, повышающий урожай и всхожесть семян.

Вынос высадками минеральных элементов из почвы составляет: азота 158кг/га, калия —272, фосфора —64, кальция— 104, магния — 59 кг/га. Схема посадки высадков в условиях недостаточного увлажнения 70 х 70 см, в зонах достаточного увлажнения — 70 х 45 см. Урожайность семян в этом случае составляет 18—22 ц/га. Мелкие корнеплоды высаживаются по схеме 70 х 35 см. Поддержание влажности почвы на уровне 70—80 % НВ позволяет получить урожайность семян до 29 ц/га при хорошем их качестве.

Уборку семенников осложняют неодновременное созревание семян и легкая их осыпаемость. Для того чтобы приостановить рост верхушек цветоносных побегов и повысить урожай семян, применяют ручную или химическую пинцировку натриевой солью гидразида малеиновой кислоты, а также способ десикации маточников с помощью десиканта реглон.

7.10. Биотехнология свеклы

При решении генетических, физиологических и селекционных проблем широко используют такие методы биотехнологии, как микроклональное размножение, клеточная селекция, культура зародышей, пыльников и семяпочек, гибридизация соматических клеток и культура протопластов, генетическая инженерия.

Микроклональное размножение широко применяют для сохранения и размножения ценного генетического материала. Свекла — двухлетняя перекрестноопыляющаяся культура, и ускоренное размножение уникального селекционного материала имеет большое значение. Для этой цели наиболее удачным оказался метод индукции побегов из меристемы без каллусообразования путем активации пазушных меристем и регенерации побегов из тканей эксплантов. В качестве эксплантов используют черешки и листовые пластинки, а также пазушную меристему цветоносных побегов. Образование растений-регенерантов непосредственно из тканей эксплантов обеспечивает их однородность и в наибольшей степени гарантирует генетическую идентичность с исходным материалом.

Клеточную селекцию используют для создания исходного материала, устойчивого к экстремальным факторам среды, токсинам патогенов и другим неблагоприятным воздействиям. У сахарной свеклы метод клеточной селекции применяют довольно ограниченно. Наиболее успешным стало создание форм, устойчивых к хлоридному и сульфатному засолению почвы. Удалось также отобрать каллус сахарной свеклы, устойчивый к токсинам грибов *Cercospora beticola, Pseudomonas syringae aptata.* При длительном культивировании каллусов на средах с токсином возможно получение устойчивых культур.

Культуру репродуктивных органов применяют для получения гаплоидных растений, которые имеют одинарный набор хромосом. При удвоении количества хромосом образуются диплоидные гомозиготные линии, представляющие ценный исходный материал для гетерозисной селекции. Гаплоидный набор хромосом имеют пыльцевые зерна на определенной стадии развития и неоплодотворенные семяпочки.

Наиболее успешно образование гаплоидов у свеклы происходит при культивировании in vitro неоплодотворенных семяпочек. Чаще всего гаплоидные зародыши развиваются из яйцеклетки. В среднем гаплоидные формы составляют от 2 до 20 % от числа посаженных на среду семяпочек.

Гибридизация соматических клеток является клеточной инженерией, направленной на культивирование новых растительных форм путем различных манипуляций с генетическим материалом: клеточными ядрами, хромосомами, фрагментами и блоками генов. Работы по соматической гибридизации у свеклы находятся на стадии разработок.

Культура протопластов заключается в переносе новых источников ЦМС из диких видов в культурный. Протопласт-реципиент (культурная свекла) сохраняет все признаки исходного генотипа, а протопласт-донор (дикая свекла), ядро которого инактивируют, содержит только цитоплазматические гены.

Генетическая инженерия позволяет получать новые (трансгенные) формы растений с полезными признаками путем переноса в них чужеродного генетического материала.

Работы по трансформации у свеклы начаты в конце 80-х гг. XX в. и связаны с решением проблем устойчивости растений к вирусным инфекциям (ризомания, вирусная желтуха). С помощью генной инженерии выведены и районированы сорта свеклы, устойчивые к вирусным и бактериальным болезням.

Доноров устойчивости к свекловичной нематоде растений среди сортов свеклы обнаружить не удалось. Этим свойством обладают дикие виды свеклы. Однако гибриды от скрещивания растений сахарной свеклы с дикими видами наряду с устойчивостью к нематоде наследуют низкую продуктивность дикого вида. Лишь с помощью генной инженерии оказалось возможным перенести в растения свеклы ген устойчивости к нематоде HS1. Полученные трансгенные растения проявляли стойкость к нематоде при испытании на инфицированном фоне.

Созданы также трансгенные сорта сахарной свеклы, устойчивые к нескольким классам гербицидов. Путем трансформации удалось перенести ген aro A, обеспечивающий устойчивость к гербициду глифосату, ген устойчивости к фосфинотрицину Bar и ген устойчивости к сульфонилмочевине ALS. Эти гены способствуют синтезу определенных ферментов, превращающих гербицид в нетоксичное соединение.

У трансгенных растений свеклы путем внедрения нового гена I-sst артишока удалось также улучшить качество урожая. Этот ген способствует преобразованию сахарозы в низкомолекулярные фруктаны — полимеры фруктозы, которые являются такими же сладкими, как и сахар, но не усваиваются организмом человека. Они полезны при инсулиновом диабете и ожирении, способствуют снижению содержания холестерина в крови.

Контрольные вопросы и задания

1. Каковы основные направления и достижения селекции в создании современных сортов и гибридов, их главные характеристики? 2. В чем особенности листообразования и анатомии листового аппарата? Чем определяется своеобразие онтогенетической динамики площади листьев растений сахарной свеклы? 3. Какая корневая система у растений сахарной свеклы? Каковы особенности роста корнеплода в связи с его сахаристостью? 4. В чем особенности растений сахарной свеклы первого года вегетации как донорно-акцепторной системы? 5. Как влияют абиотические факторы на рост, продолжительность жизни листьев, характер изменения фотосинтеза листа в онтогенезе? 6. Назовите коэффициенты дыхания на рост и дыхания на поддержание листовых пластинок, корнеплода и черешков растений. С чем связаны различия в интенсивности дыхания на поддержание этих частей растения? 7. Чем объясняются неодинаковые действие и последействие водного стресса в разные периоды онтогенеза на фотосинтез, распределение ассимилятов в донорно-акцепторной системе растений, урожай и сахаристость корнеплодов? 8. Назовите транспирационные коэффициенты посевов сахарной свеклы первого и второго года жизни. 9. Сколько азота, фосфора и калия выносится с урожаем сахарной свеклы из почвы? 10. Чем объясняется особое значение бора как микроэлемента для сахарной свеклы? 11. Каким показателем определяется качество (спелость) корнеплодов? Как влияют сроки уборки на урожай и сбор сахара? 12. С какими морфофизиологическими показателями растений коррелирует сахаристость корнеплодов? Каковы пределы сахаристости корнеплодов в расчете на массу сырого и сухого вещества? 13. Какова потенциальная урожайность сахарной свеклы и как зависит урожайность от густоты посева, равномерности распределения растений по площади и величины листового индекса посева? Назовите основные пути и способы реализации потенциала урожайности в производстве. 14. Перечислите особенности морфологии высадочных кустов и их отличия по семенной продуктивности. 15. Какие современные методы биотехнологии используют для получения нового исходного селекционного материала?

Глава 8
КАРТОФЕЛЬ

Картофель — одна из важнейших пищевых культур, занимает ведущее место в мировом производстве вслед за пшеницей, рисом и кукурузой. Всего 100 г отварного картофеля обеспечивают 50 % суточной потребности человека в витамине С и 6—12 % — в тиамине, витамине B_6, фолиевой и пантотеновой кислотах, а также железе, фосфоре, йоде.

По оценкам ФАО и других международных организаций, мировое производство картофеля достигло 300 млн т, из них 60 % используют в пищу, 25 — на корм животным, 10 — на семена, около 5 % составляют потери при хранении. Занимая лидирующее положение в мире по количеству производимого картофеля, Россия остается на одном из последних мест по урожайности. При средней урожайности в мире 15 т/га в России она составляет около 10 т/га.

8.1. Морфофизиологические особенности, рост и развитие растений

Листья картофеля прерывисто-непарноперисторассеченные. Листовые пластинки имеют мезофилльную структуру. Мезофилл представлен палисадной и губчатой паренхимой. Палисадная ткань занимает от 1/3 до 1/2 толщины листа. В каждой палисадной клетке хлоропластов в 1,5—2,5 раза больше, чем в губчатой; общее количество хлоропластов палисадной ткани составляет до 70 % от суммы пластид листа.

А. Т. Мокроносов с сотрудниками установили, что фотосинтетический метаболизм углерода в тканях качественно не различается. Однако в палисадной ткани обнаружен усиленный синтез крахмала, а в губчатой — сахарозы. Губчатая ткань в большей степени, чем палисадная, специализирована на загрузку окончаний флоэмы и транспорт ассимилятов из листа.

Мезофилл листа картофеля быстро адаптируется к факторам среды. При выращивании растений при дефиците влаги или минерального питания уменьшается объем палисадных клеток и увеличивается суммарное число мезофилльных клеток в расчете на единицу площади листа. При затенении количество и длина палисадных клеток уменьшаются.

Мезофилл листа чувствителен к действию физиологически активных веществ. В опытах кинетин увеличивал, а абсцизовая кислота уменьшала число клеток на 1 $см^2$ и количество хлоропластов в них. Действие компазана на мезофилл зависело от сорта картофеля: у сорта Белорусский ранний разрасталась губчатая ткань, а у сорта Темп — палисадная. В обоих случаях наблюдали утолщение листовых пластинок.

Лист картофеля густо пронизан жилками, что способствует снабжению клеток мезофилла водой, минеральными элементами и оттоку продуктов фотосинтеза. Структура жилок и черешка листа зависит от условий произрастания растений. Например, при неблагоприятном водном режиме почвы (засуха или избыток влаги) у сорта Приекульский ранний отмечали уменьшение количества и сокращение диаметра сосудов в пучках черешка.

Стебель картофеля в узлах четырехгранной формы, с выраженным утолщением, в междоузлиях — трехгранный. На поперечном срезе от периферии к центру располагаются следующие ткани: эпидермис, который в дальнейшем заменяется перидермой с черевичками; первичная кора с хлорофиллоносной паренхимой, колленхимой, бесцветной паренхимой; эндодерма, клетки которой содержат много крахмальных зерен. За эндодермой расположен комплекс тканей, образующих центральный осевой цилиндр (стель).

Столоны картофеля — латеральные побеги, сформированные базальными почками под поверхностью почвы. Структура столона адаптирована к транспорту ассимилятов и воды (рис. 94). Он имеет наружную и внутреннюю флоэму, однотипные сосудисто-волокнистые пучки. Центральная часть заполнена сердцевинной паренхимой с крупными тонкостенными клетками.

Столон, как и стебель, имеет узлы и междоузлия, растет в длину верхушкой. Длина столонов влияет на размер клубневого гнезда в пределах куста картофеля. У большинства сортов длина столона от 5 до 10 см. По данным А. М. Маркарова, у клубнеобразующих столонов рост в дли-

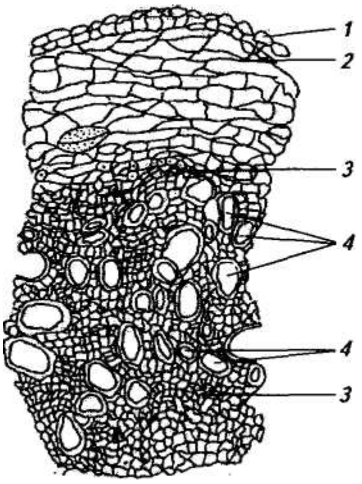


Рис. 94. Поперечный срез столона картофеля:
1 — эпидермис; *2*— кора; *3* — участки наружной и внутренней флоэмы; *4*— ксилема

ну прекращается, когда в генеративной сфере главного надземного побега начинаются процессы микро- и макроспорогенеза. С этого периода линейный рост столона переходит в объемный, т. е. в клубнеобразование.

Клубень — видоизмененный побег, образующийся при разрастании субапикальной части столона. Схематическое изображение тканей на поперечном и продольном срезах клубня *Solarium tuberosum* показано на рисунке 95. Поверхность клубня покрыта пробкой. Толщина пробки — генетический признак; она варьирует в зависимости от сорта от 50 до 500 мкм, что соответствует 6—19 слоям клеток. В процессе роста клубня суберинизация периферийных клеток перидермы идет от его основания (пуповины) к верхушке.

Одновременно с образованием перидермы под устьицами клубня начинают формироваться чечевички — будущие отверстия в пробковой ткани, обеспечивающие приток кислорода в глубинные ткани. Их количество варьирует от 70 до 150 на один клубень и зависит от размера клубня, типа почвы и погодных условий.

На свежих поперечных или продольных срезах клубня в центре видна толща клеток, образующих сердцевину (см. рис. 95). Периферийную часть сердцевины называют перимедуллярной зоной. Клетки этой зоны интенсивно делятся при разрастании клубня. Отложение в запас ассимилятов в виде крахмальных зе-

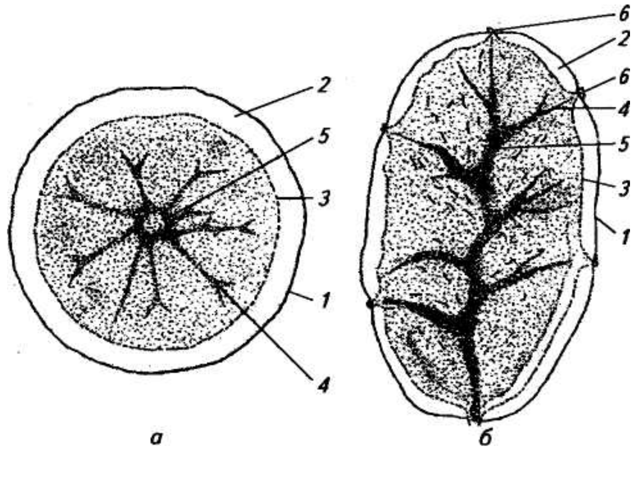


Рис. 95. Поперечный (а) и продольный (б) срезы клубня:
1 — пробка; *2* — кора; *3* — проводящие пучки; *4* — сердцевинные лучи; 5 —сердцевина; 6— глазок

рен осуществляется в паренхимных клетках клубня, которые в совокупности формируют его запасающую ткань. Эта ткань является результатом деятельности перицикла, камбия и клеток перимедуллярной зоны сердцевины. Запасающая ткань составляет почти всю массу клубня. У позднеспелых сортов клетки запасающей ткани крупнее, чем у раннеспелых. Пуповинная часть клубня содержит крахмала больше, чем верхушка, однако по размеру крахмальных зерен пуповинная часть уступает верхушке клубня.

Условия выращивания влияют на формирование тканей клубня, количество и величину крахмальных зерен. Азотные и фосфорные удобрения способствуют увеличению толщины пробки и размера клеток запасающей паренхимы. Нарушение водного режима почвы (засуха или избыток влаги) приводит к уменьшению толщины коры. Хотя объем крахмальных зерен зависит от условий произрастания картофеля, влияние внешних факторов может перекрываться сортовыми признаками. Величина крахмальных зерен коррелирует со зрелостью клубня. Полностью сформированные клубни содержат больше крупных зерен.

Морфофизиологическими характеристиками клубня являются число и расположение глазков. У культурного картофеля преимущественно мелкое заложение глазков, а количество их зависит от сорта. На апикальной части клубня больше глазков, чем на базальной. При разрастании клубня в ширину и толщину увеличивается расстояние между глазками, поэтому шаровидные клубни имеют меньше глазков на единицу массы и единицу поверхности клубня. Клубни с меньшим числом глазков формируют больший урожай, а клубни с большим числом глазков — большее число побегов. В большинстве случаев образуется 3—5 стеблей.

В зависимости от сорта форма клубней сильно различается — от удлиненно-овальной до круглой. Цвет мякоти желтый, кремовый или белый, а кожуры — светлый, фиолетовый, розовый, охристый или красный. Округлые клубни с белой или желтой мякотью, как правило, отличаются большим содержанием сухих веществ в биомассе.

Корневая система картофеля имеет три типа корней: главный, боковой, придаточный. Главный корень развивается при выращивании растений из ботанических семян. В последующем на базальной части стебля сеянца формируются придаточные корни. Если же растение выращивают из клубня, то придаточные корни образуются на нижней части формирующихся стеблей. Первые зачатки корней на ростках клубня появляются, когда росток достигает 3—5 мм толщины. Диаметр корней картофеля от 1 до 3 мм. При проращивании клубней на свету корни начинают ветвиться

на ранней стадии формирования, и при посадке в почву образуется мощная корневая система.

На столонах по мере их роста в узлах формируются столонные (придаточные) корни диаметром 0,3—1 мм. Количество столонных корней зависит от влажности почвы, при благоприятном увлажнении их число увеличивается.

Основная масса корней (60—80 %) находится в пахотном слое. Позднеспелые сорта образуют более мощную и глубже проникающую корневую систему, чем раннеспелые. Между массой корней, глубиной их проникновения в почву и массой ботвы существует положительная корреляция.

Цветки собраны в соцветие, представляющее собой сложный завиток, расположенный на общем цветоложе различной длины. Склонность к цветению зависит от сорта и фотопериодических условий.

Семя состоит из зародыша, эндосперма и оболочки. Зародыш состоит из двух семядолей, гипокотиля и корешка; окружен эндоспермом, клетки которого содержат жиры и белки.

Плод — двугнездная ягода, шаровидная, овальная или коническая, образована двумя плодолистиками. Из ткани плаценты образуется мякоть зрелого плода, в которую погружены семена.

Картофель сравнительно редко выращивают из ботанических семян, в основном в селекционно-генетических целях. При прорастании семени семядоли выносятся на поверхность почвы за счет удлинения гипокотиля. Зародышевый корень развивается как главный, который вскоре образует боковые корни. Первые настоящие листья овальные, покрыты волосками. Когда растение достигает высоты всего нескольких сантиметров, в пазухах семядолей начинают формироваться столоны. Столоны врастают в почву и образуют мелкие клубни.

До появления всходов и создания органов автотрофного питания материнский клубень служит источником энергопластических веществ для ростовых процессов. Прорастание начинается с верхних глазков, причем в рост трогается обычно одна почка глазка. Если появившиеся ростки обломать, то в этих же глазках пробуждается вторая почка, а если удалить и эту, то прорастает следующая. На образование ростков затрачиваются пластические вещества. Обламывание ростков проросших клубней при посадке отрицательно сказывается на росте и развитии картофеля.

Поврежденные клубни прорастают быстрее, чем неповрежденные, из-за потери вместе с кожурой ингибиторов роста, более интенсивного дыхания. Щадящая уборка и сортировка, низкие температуры при хранении (2—3 °С) способствуют поддержанию состояния покоя клубня. С помощью различных химических веществ можно регулировать длительность периода покоя клуб-

ней, влиять на физиологическое состояние посадочного материала.

Органогенез картофельного растения включает 12 этапов.

Этап	Характеристика развития растении
I	Прорастание клубня или семени, при котором конус нарастания зачаточного стебля имеет форму гладкого овального бугорка
II	Заложение почек, формирующих подземные побеги
III	Формирование бугорков зачаточных узлов и междоузлий будущего соцветия
IV	Образование на зачаточной оси соцветия цветкового бугорка
V	Начало образования цветка, формирование в пыльниках археспориальной ткани
VI	Начало репродукции, процессы микро- и макроспорогенеза; индукция процесса разрастания клеток тканей субапикальной части столона
VII	Формирование одноядерной пыльцы (гаметогенез); рост покровных частей цветка
VIII	Формирование двуядерной пыльцы; формирование бутона (бутонизация)
IX	Оплодотворение и образование зиготы (цветение)
X	Определяется строение ягоды и семени, характерное для картофеля
XI	Продолжение процесса дифференцировки зародыша и эндосперма, накопление питательных веществ в семени
XII	Завершение дифференцировки зародыша и эндосперма

Почки, формирующие подземные побеги, закладываются на II этапе органогенеза, когда конус нарастания монокарпического ортотропного побега имеет 2—5 зачатков листьев на 2—5 узлах метамеров. Согласно Ф. М. Куперман, на этом этапе онтогенеза конус нарастания определяет вегетативную сферу (ветвление) растения. Почки боковых побегов надземной части стебля формируются после почек специализированных побегов вегетативной репродукции.

Как генетически детерминированный органообразующий процесс, клубнеобразование проявляется в оптимальных для роста и развития условиях на определенном этапе органогенеза. Объемный (радиальный) рост в субапикальной части столона начинается на VI этапе органогенеза, когда в генеративной сфере главного ортотропного побега идут процессы микро- и макроспорогенеза. С переходом к объемному росту линейный рост столона прекращается.

Следует отметить, что не все столоны формируют клубни. Клубнеобразующие столоны отличаются лучшим развитием ксилемы, большим числом и размером крахмальных зерен (табл. 63). Это свидетельствует о более интенсивном притоке ассимилятов в субапикальную часть клубнеобразующих столонов.

63. Характеристика столонов картофеля сорта Приекульский ранний

Показатель	Столоны	
	клубнеобразующие	неклубнеобразующие
Количество сосудов ксилемы, шт/мм	1683 ±87	827 + 69
Толщина вторичной ксилемы, мкм	111,6 ± 2,8	Вторичная ксилема не развита
Диаметр крупного сосуда, мкм	49,3 ±3,5	18,5 ±2,8
Число крахмальных зерен в одной паренхимной клетке флоэмы	35,0 + 2,9	6,5 ±0,4
Величина крахмальных зерен в паренхимных клетках флоэмы, мкм	26,0+1,7 *	2,4 ±0,4

Подавляющее большинство селекционных сортов вида картофеля *S. tuberosum* проявляют нейтральную фотопериодическую реакцию клубнеобразования. Это означает, что процесс перехода столона в клубень не зависит от продолжительности дня. Лишь у небольшой группы сортов под воздействием короткого фотопериода накопление массы клубней усиливается.

Клубнеобразование — сложный процесс, включающий образование столонов, индукцию и образование клубней, их дальнейший рост и созревание. Как уже отмечалось, почки, формирующие подземные побеги (столоны), закладываются на II этапе органогенеза на базальных узлах ортотропного побега. Начало заложения почек, формирующих столоны, не зависит от фотопериода.

Переходу столона в клубень предшествует дедифференцировка клеток постоянных тканей в субапикальной части столона. У короткодневных по клубнеобразованию видов картофеля этот процесс происходит только в условиях короткого дня при воздействии на клетки фактора, образующегося в листьях. Природа этого фактора до сих пор не установлена. У нейтральной группы видов, форм и сортов картофеля процесс образования клубней детерминирован, так как образование листового фактора не зависит от продолжительности фотопериода. По-видимому, у этих растений реализуется принцип автономного механизма, аналогичный установленному М. X. Чайлахяном для процесса цветения. У промежуточных (количественных по фотопериодической реакции клубнеобразования) растений образование листового фактора, по-видимому, происходит и в условиях длинного дня, но с низкой интенсивностью света. Короткий фотопериод лишь усиливает этот процесс.

Гормоны влияют на состояние субапикальной зоны столона, которая, разрастаясь радиально, переходит в клубень. Начало разрастания столонов характеризуется повышением уровня активности цитокининов и АБК на фоне достаточно высокой активности ИУК. Известные фотогормоны, по-видимому, не являются непосредственными индукторами клубнеобразования, но регулируют

деление и рост клеток, дифференциацию тканей, способствуют созданию аттрагирующей силы, являющейся основой притока ассимилятов и воды в клубни.

8.2. Формирование и функциональная активность фотосинтетического аппарата растений

Формирование мезоструктуры фотосинтетического аппарата и развитие функциональной активности листьев картофеля подробно исследовано А. Т. Мокроносовым с сотрудниками. В качестве модели использовали верхушечную долю листа среднего яруса (7-й лист, считая от основания побега) от начала развертывания до отмирания. Продолжительность роста этого листа у картофеля сорта Малахит составляла 26—28 дней, и после этого он оставался функционально активным еще 10—12 дней (рис.96). Первые 10—12 дней рост листа происходит за счет деления и роста клеток, а затем только путем растяжения клеток без увеличения их числа. Число хлоропластов в клетке увеличивается до тех пор, пока возрастает объем клетки. В онтогенезе листа относительный объем всех хлоропластов объема клетки постепенно снижается от 25—30 до 3—5 % объема клетки. Максимальный объем одного хлоропласта составляет 40—50 мкм^3. Объемы хлоропластов достаточно стабильны и мало подвержены фенотипическим изменениям.

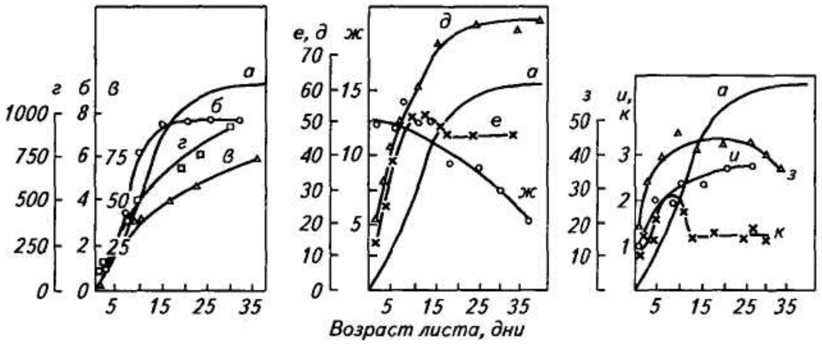


Рис. 96. Динамика структурных характеристик листа картофеля сорта Малахит в онтогенезе (по А. Т. Мокроносову):

а —площадь листа (см^2); *б*— общее число клеток (10^6) в листе; в —объем клетки палисадной ткани (тыс. мкм^3); г —объем клетки, соответствующей одному хлоропласту (мкм^3); *д* — число хлоропластов в клетке палисадной ткани; *е* — число хлоропластов в клетке губчатой ткани; *ж* — число хлоропластов (10^6/см^2), *з* — объем хлоропласта (мкм^3); *и* — содержание хлорофилла (10^9 молекул/хлоропласт); *к* — индекс проективной поверхности хлоропластов

Исключение составляет действие затенения, которое индуцирует значительное (в 2 раза) увеличение объема пластид. Под влиянием дефицита света увеличивается количество антенного хлорофилла, обеспечивающего реакционный центр.

По мере роста листа число пластид на 1 см^2 площади снизилось с 14 до 6 млн. Фенотипическое варьирование этого показателя у картофеля не превышало 1,3—1,7-кратности. Например, при оптимальном водоснабжении и сильной засухе количество пластид составляло соответственно 15,6 и 25 млн/см^2. Дефицит воды приводит к мелкоклеточности из-за задержки растяжения клеток. При этом число пластид в клетке снижается меньше, чем объем клеток.

Синтез хлорофилла в листе продолжается и после достижения хлоропластами своего максимального объема. К завершению роста листа картофеля содержание хлорофилла в одном хлоропласте составляет в среднем 0,5 • 10^9 молекул. Хлоропласты палисадной ткани содержат меньше хлорофилла, но фотохимическая активность этого пигмента выше, чем в хлоропластах губчатой ткани.

Суммарная поверхность наружных мембран хлоропластов достигает наибольшей величины при площади листа 60 % от конечной и составляет 10 дм^2/дм^2 листа. При расчете на единицу листовой поверхности наибольшая интенсивность фотосинтеза наблюдается в листьях, достигших 0,4—0,6 от максимальной площади (рис. 97). Следовательно, максимальному фотосинтезу соответствует во времени и наибольшая величина общей и проективной поверхностей хлоропластов.

Рис. 97. Динамика функциональных характеристик листа картофеля сорта Малахит в онтогенезе:
а —площадь листа (см^2); *б*— фотосинтез мг CO2/(дм^{2}ч); в —фотосинтез единичного хлоропласта [10^6 молекул/(хлоропласт·сек)]; г —фотосинтез (моль CO_2/(моль хлорофилла·ч); *д* — активность РБФ-карбоксилазы (мкмоль CO_2/(мг белка • мин); *е* — то же (мкмоль CO_2/(дм^2 • мин); *ж* — активность ФЕП-карбоксилазы (мкмоль субстратаДмг белка·мин); з — активность НАДФ-ГАФ-дегидрогеназы [мкмоль субстратаДмг белка·мин)]; и —активность РБФ-карбоксилазы [мкмоль CO_2/10^9 (хлоропластов·мин)]; к — активность НАДФ-ГАФ-дегидрогеназы (мкмоль субстрата /(дм^2·мин)

Расчеты фотосинтеза на хлорофилл — ассимиляционное число (АЧ) — показывают, что за время жизни листа величина АЧ снижается в 4—5 раз: с 15 до 3 мг CO_2/(мг хлорофилла • ч). Это связано с накоплением по мере старения листа фотохимически неактивных форм хлорофилла и увеличением количества антенного хлорофилла в фотосинтетической единице.

Активность ключевого фермента фотосинтеза — РБФ-карбоксилазы — быстро нарастает в ювенильном листе и сохраняется высокой вплоть до завершения роста листа. С возрастом общее содержание белка и ферментных белков снижается, поэтому при пересчете на площадь листа наибольшая активность ферментов, как и интенсивность фотосинтеза, обнаруживается в листе с площадью 40—50 % от максимальной.

Структурная организация, активность ферментов, фотохимическое участие хлорофилла и ряд других физиологических характеристик коррелируют с направленностью углеродного метаболизма в онтогенезе листа. На ювенильных фазах доминирует карбоксилирование ФЕП. На экспоненциальном участке роста листа происходит интенсивное новообразование РБФ-карбоксилазы. В зрелом листе СО? фиксируется почти полностью на РБФ, активность ФЕП-карбоксилазы составляет лишь около 10 % от максимальной активности РБФ-карбоксилазы. Возрастные особенности фотосинтетического метаболизма соответствуют характеру дальнейшего превращения ассимилятов: ювенильный лист получает амино- и оксикислоты, используемые в биосинтезе растущего листа, а зрелый лист — сахарозу, т. е. основную транспортную форму углеводов.

По типу фотосинтетического метаболизма картофель — классический C_3-вид. Первичным продуктом фиксации CO_2 является ФГК. До 95 % поглощаемого при фотосинтезе CO_2 используется на синтез сахарозы и крахмала. Листья картофеля имеют сравнительно низкую величину фотодыхания — около 20 % от фотосинтеза. Углекислотный компенсационный пункт составляет около 0,004 %.

8.3. Водный режим

В отличие от многих других культур хозяйственно полезная часть урожая картофеля формируется под поверхностью почвы. При рассмотрении вопроса о водообеспеченности картофеля и оптимальной влажности почвы следует учитывать высокую чувствительность молодых клубней к аэрации, которая зависит от типа почвы и снижается по мере повышения содержания в ней влаги. Снижение концентрации O_2 в среде до 10—15 % приводит к резкому угнетению роста клубней. Оптимальное содержание

влаги для роста растений и образования высокого урожая клубней на легких почвах — 75—80 % НВ, средних — 70 и тяжелых — 50-60% НВ.

Осадки в первой половине вегетации усиливают рост ботвы, в период бутонизации положительно влияют на число клубней в гнезде, во второй половине вегетации — на массу клубней. Высокие урожаи картофеля получают на культурных почвах при 300 мм осадков, большая часть которых выпадает в период бутонизации и начала формирования клубней и обеспечивает влажность почвы после бутонизации, равную 70—75 % НВ. Дефицит влаги в период от начала клубнеобразования до созревания клубней может существенно тормозить процесс формирования урожая. Имеются сведения, что при дефиците влажности почвы в 1 см недобор урожая клубней может достигать 3 т/га. При снижении водного потенциала с —0,5 до —1,5 • 10^2кПа урожайность уменьшалась с 28 до 20 т/га. В таких условиях орошение в начале клубнеобразования положительно сказывается на приростах массы клубней и ускоряет сроки уборки урожая. На легких песчаных почвах еженедельный полив полной нормой давал прибавку урожая до 1,5 т/га на каждый сантиметр воды.

Запасы влаги в материнском клубне, которые увеличиваются после высадки, обеспечивают появление всходов и проникновение корневой системы в более увлажненные слои почвы. С развитием корней запасы воды материнского клубня играют роль страхового фонда, способного возместить недостаток почвенной влаги в наиболее напряженные часы суток. В дальнейшем эту роль могут выполнять и молодые клубни, оводненность которых в течение суток при засухе значительно колеблется. Уменьшение оводненности молодых клубней в дневные часы обусловлено мобилизацией воды в побеги, особенно в листья. Поэтому даже в засушливые периоды часто не наблюдают значительного подвядания ботвы картофеля, тогда как листья сахарной свеклы теряют тургор.

Содержание воды в листьях картофеля зависит от водоснабжения и условий, определяющих интенсивность транспирации. Нижние листья более оводнены, чем верхние, но по мере старения растений количество воды в них также снижается. Дефицит насыщения тканей водой отмечается чаще в полуденные часы и может достигать 20—25 %. Важный показатель водообмена — интенсивность транспирации — зависит от напряженности метеорологических факторов и контролируется устьичным аппаратом. Суточный ход скорости транспирации листьев картофеля в районах с достаточным влагообеспечением и умеренными температурами характеризуется одновершинной кривой с максимумом в полуденные часы. В районах с ограниченным водоснабжением часто наблюдается двувершинная кривая. Скорость транспирации в полу-

денные часы снижается вследствие частичного закрывания устьиц, что способствует сокращению потерь влаги и сохранению оводненности листьев. Содержание воды в листьях картофеля сравнительно высокое — 80—90 %.

В южных районах наибольшие величины транспирации [190—290г/(м^{2}ч)] отмечены в фазе бутонизации — цветения, в северных —до бутонизации [300—360 г/(м^2·ч)]. Северные растения отличаются более высокой скоростью транспирации, оводненностью тканей, незначительными колебаниями оводненности в течение суток и вегетации.

Расход воды на испарение определяется габитусом растения, величиной его листовой поверхности. Транспирационный коэффициент (ТК) — расход воды на создание единицы сухой массы — может колебаться в широких пределах в зависимости от сорта и места произрастания. Среди других культур картофель занимает среднее положение по величине транспирационного коэффициента (рис. 98). Величины ТК, характерные для северных условий, выше, чем в южных районах, а продуктивность транспирации в 2—3 раза ниже. За вегетацию потребление воды высокопродуктивными ценозами картофеля в средней зоне составляет 2000— 2800 т/га. В южных районах и Поволжье, где осадков выпадает меньше, картофель весьма отзывчив на орошение.

Важно отметить, что температурный оптимум клубнеобразования повышается с увеличением влагообеспеченности почвы. Установлено, что на подзолистых суглинках при запасах продуктивной влаги в пахотном горизонте около 50 мм температурный оптимум находится в пределах 14—18 °С, а при 20 мм — снижается до 11—12 °С. Следовательно, регулируя запасы влаги, можно обеспечить близкие к оптимальным температурные условия клубнеобразования.

Избыточное увлажнение почвы, как и недостаток влаги, сильно влияет на водный обмен и продуктивность картофеля. Клубни получаются мелкими, с низким содержанием сухого вещества и крахмала, усиливается поражение растений болезнями. Нарушения водного режима приводят к торможению роста клубней. При переувлажнении почвы наблюдается резкое снижение транспирации, уменьшается оводненность тканей, увеличивается водный дефицит листьев, изменяется соотношение свободной и связанной воды (табл. 64).

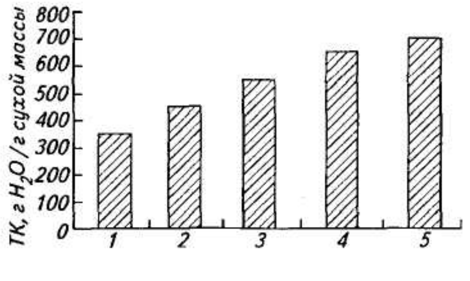


Рис. 98. Средние величины транспирационного коэффициента различных культур:
1 — сахарная свекла, кукуруза; *2*— пшеница, ячмень; *3*— картофель, подсолнечник; *4*— рапс, горох; 5 — люцерна

64. Влияние переувлажнения и почвенной засухи на водный режим листьев картофеля

Вариант опыта	Влажность почвы, % НВ	Интенсивность транспирации, г/(м^2·ч)	Содержание воды в листьях, %	Отношение свободной воды к связанной	Водный дефицит, %
Контроль	65-70	320	82	0,21	8
Затопление, сут:					
3	115	65	77	0,10	10
7	109	70	72	0,11	24
Засуха, сут:					
3	60	70	80	0,10	11
7	50	65	79	0,07	17

Избыточное увлажнение вызывает нарушение общего метаболизма, усиливает анаэробное дыхание корневой системы. В результате снижается интенсивность поглощения основных элементов минерального питания, в частности азота. Это тормозит синтез и обновление зеленых пигментов, белков, приводит к нарушению хлорофилл-белковых комплексов. Существенно снижаются продуктивность работы единицы хлорофилла и прирост биомассы растений (табл. 65).

65. Влияние влажности почвы на продукционный процесс картофеля (на восьмой день опыта)

Влажность почвы, % НВ	Содержание хлорофилла, мг/растение	Среднесуточная продуктивность хлорофилла, мг сухой массы/мг хлорофилла	Сухая масса, г/растение			
			общая	листьев	стеблей	клубней
63	122	34	39,1	12,7	5,5	18,3
109	58	3	16,4	8,0	7,1	—

Таким образом, воздействуя на процессы жизнедеятельности и активность фотосинтетического аппарата, водный фактор играет важную роль в формировании продуктивности картофеля. На урожайности неблагоприятно сказываются как недостаточное, так и избыточное увлажнение почвы.

8.4. Фотосинтез

При изучении фотосинтеза картофеля особое внимание уделяли поиску генотипов, отличающихся высокой фотосинтетической активностью.

Анализ структуры и функциональной активности листьев различных видов и сортов картофеля показал, что по общей площади листьев сорта в десятки раз отличались от диких и культурных видов. Однако по большинству структурно-функциональных показателей достоверных различий не выявлено. Активность хлоропластов выше у селекционных сортов, но не настолько, чтобы эти различия могли сильно повлиять на продуктивность. Высокая продуктивность селекционных сортов обусловлена прежде всего отбором форм с более мощным листовым аппаратом (площадь листовой поверхности).

Вместе с тем некоторым исследователям среди множества клонов картофеля удалось выявить генотипы, отличающиеся повышенной (более чем в 1,5 раза) фотосинтетической активностью. Эти клоны способны поддерживать повышенную интенсивность фотосинтеза в течение дня и вегетационного периода и характеризуются высокой продуктивностью.

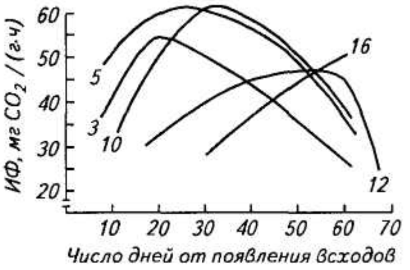
О варьировании интенсивности фотосинтеза свидетельствуют данные таблицы 66. Различия в интенсивности видимого фотосинтеза между видами и сортами в расчете на единицу площади листьев выражены довольно сильно. Однако при пересчете фотосинтеза на единицу сухой массы различия между ними существенно сглаживались. Это связано с разной удельной поверхностной плотностью листьев. Листовые пластинки селекционных сортов крупнее и тоньше двух других видов, а их общая площадь существенно выше.

66. Интенсивность фотосинтеза листьев среднего яруса растений разных видов и сортов картофеля при температуре 20—22 °С (июль)

Вид, сорт	Фотосинтез	
	мг CO_2 /(дм^2 • ч)	мг CO_2 /(г • ч)
S. tuberosum:		
Идеал	26,7 ±1,0	51,1 ±1,9
Искра	16,1 ±2,6	44,6 ±8,9
Шарташский	12,9 ±1,4	55,4 ±5,0
Приекульский ранний	-	56,0 ±4,3
S. andigenum	39,2 ±2,8	58,0 ±4,2
S. stoloniferum	37,8 ±1,7	49,6 ±2,2

Характер возрастных кривых ИФ листьев разного яруса иллюстрирует рисунок 99. Наибольшие величины ИФ — до 60 мг CO_2/(г • ч) были зарегистрированы у листьев средних ярусов. Верхушечные листья фотосинтезировали слабее.

Рис. 99. Возрастные изменения фотосинтетической активности листьев картофеля сорта Приекульский ранний. (Цифрами около кривых обозначен номер листа, считая от основания побега)



Для полной реализации фотосинтетической способности растений условия среды должны быть оптимальными. Листья картофеля насыщаются при освещенности 60—80 % от полной солнечной. В умеренной зоне для фотосинтеза оптимальна температура 15—25 °С. Растения сорта Русеет Фурбанк, выращиваемые при орошении в условиях пустыни на юге Айдахо (США), при варьировании суточной температуры от 16 до 35 °С имели температурный оптимум фотосинтеза в пределах 24—28 °С. Адаптированный к северным условиям сорт картофеля Приекульский ранний способен фотосинтезировать со средней интенсивностью 10— 15 мг CO_2/(г • ч) при 10—20 °С, обеспечивая за день ассимиляцию до 150—260 мг CO_2/дм^2 листьев.

Дневная динамика ИФ листьев картофеля при достаточном содержании почвенной влаги в ясные дни имеет форму одновершинной кривой либо следует за ходом освещенности. В южных районах при повышенных температурах и недостатке влаги возможна дневная депрессия фотосинтеза, соответствующая наиболее высокой температуре дня.

Что касается фотосинтетических пигментов, то максимум содержания хлорофиллов (1,7—2 мг/г сырой массы) и каротиноидов (0,4—0,6 мг/г) отмечен в фазе бутонизации. Самыми высокими концентрациями хлорофиллов отличаются листья среднего и верхнего ярусов. В период налива клубней листья содержат в 2—3 раза меньше пигментов, что свидетельствует о снижении скорости их обновления. Соотношение хлорофиллов а и ft до фазы налива клубней сравнительно высокое и варьирует в пределах 3,3—4,5, затем заметно снижается. Доля хлорофиллов светособирающего комплекса (ССК) составляет 40—45 %.

Содержание хлорофиллов в листьях картофеля сортоспецифично (табл. 67). Ранние и среднеранние сорта отличаются более низким содержанием пигментов по сравнению со средне-поздними и поздними. Минимальное содержание хлорофиллов отмечено у примитивных культурных видов. У разных видов картофеля количество хлорофилла в хлоропласте колеблется от 0,3—0,5 • 10^9 до 5 • 10^9 молекул/хлоропласт. Установлена тесная связь между содержанием хлорофиллов в листьях и крахмалистостью клубней.

67. Содержание пигментов и доля хлорофиллов светособираюшего комплекса (ССК) в листьях различных сортов и примитивных видов картофеля в фазе бутонизации, мг/г сухой массы

Сорт	Хлорофилл			ССК, %	Сумма каротиноидов
	а	в	а/в		
Ранние сорта					
Приекульский ранний	1,4	0,21	5,4	34	0,44
Искра	1,04	0,27	3,8	45	0,43
Среднеранние сорта					
Шарташский	0,98	0,28	3,5	49	0,35
Сахалинский	1,26	0,31	4,1	43	0,52
Среднепоздние сорта					
Берлихинген	1,54	0,32	4,8	38	0,49
Идеал	1,66	0,36	4,6	39	0,58
Примитивные культурные виды					
Pg 1200	0,95	0,22	4,3	41	0,32
Pg637	0,87	0,23	3,8	46	0,36

Хлорофилльный индекс (произведение содержания хлорофилла в фотосинтезирующих органах растения на их сухую массу в расчете на 1 га) посевов картофеля может достигать 20 кг/га, но в среднем варьирует от 12 до 18 кг/га. Для большинства культурных фитоценозов, особенно злаковых, величина ХИ может быть существенно выше. Однако в отличие от них посевы картофеля отличаются сравнительно высокими значениями продуктивности хлорофилла, превышающими 200 кг углерода/кг хлорофилла.

Картофель занимает промежуточное положение среди других культур по средней за вегетационный период величине чистой продуктивности фотосинтеза, которая составляет 3—8 г/(м^2·сут). Однако для него зарегистрированы и максимально высокие значения ЧПФ, равные 15—25 и даже 60 г/(м^2·сут).

Для фотосинтетической продуктивности существенны размеры листовой поверхности, которые определяют поглощение радиации посевом. ИЛП в посевах картофеля может достигать 6—7 м^2/м^2. Оптимальными в Нечерноземной зоне считаются значения ИЛП 4— 6 м^2/м^2. В более северных районах для сорта Приекульский ранний оптимум ИЛП равен 3—4м^2/м^2. Зависимость урожая от площади листьев прямолинейная, если последняя не превышает оптимальную величину.

Для обеспечения формирования урожая клубней ассимилятами большое значение имеет продолжительность фотосинтетической деятельности посева в течение вегетационного периода или фотосинтетический потенциал [ФП, млн (м^2·сут)/га]. На

1000 единиц ФП в высокопродуктивных посевах картофеля формируется 20—22 кг клубней. На основании обобщения литературных данных Х. Г. Тооминг предложил уравнение регрессии, связывающее величину ФП с урожаем (У, т/га):

$$У=16,5ФП + 4,3.$$

Снижение величины ФП в результате повреждения листовой поверхности болезнями или заморозками — одна из причин недобора урожая.

Для многих культур направленность продукционного процесса на формирование урожая удобно оценивать по величине показателя $К_{хоз}$. Установить величину $К_{хоз}$ для картофеля трудно, так как для полной реализации потенциала продуктивности требуется, чтобы все временно депонированные ассимиляты из ботвы транспортировались в клубни, а также максимально полно реутилизировались в молодые клубни продукты гидролиза стареющих надземных органов. Поэтому величину $К_{хоз}$ целесообразно определять как отношение массы клубней при уборке к максимальной массе ботвы. Величина $К_{хоз}$ колеблется в широком диапазоне, но основная часть данных находится в пределах 0,8—1,2. Это свидетельствует о высокой эффективности использования продуктов фотосинтеза на формирование урожая у данной культуры.

8.5. Дыхание

Ассимилированный в процессе фотосинтеза углерод включается в биомассу растения при участии дыхания. Ежесуточно в процессе дыхания растения окисляют значительное (30—70 %) количество ассимилированного при фотосинтезе углерода. В дыхании образуются промежуточные продукты (метаболиты), вовлекаемые в общий обмен, и происходит передача энергии на осуществление биосинтезов. Согласно современным представлениям, дыхание обеспечивает энергетически трансформацию субстрата (ассимилятов) в биомассу и поддержание функциональной целостности биомассы. Поэтому изучение дыхания и его роли в продукционном процессе актуально с позиции не только теории, но и практики.

Для растений картофеля характерен выраженный градиент дыхательной активности. Каждый последующий лист (считая от основания побега к верхушке) характеризуется более высокой интенсивностью дыхания по сравнению с расположенным ниже. Наиболее интенсивно дышат самые молодые (верхушечные) листья (рис. 100). Максимальные величины ИД, составляющие 6—8мг/(г сухой массы • ч) (при 20 °С), были отмечены в период, когда листья имели еще низкую интенсивность фотосинтеза и росли преиму-

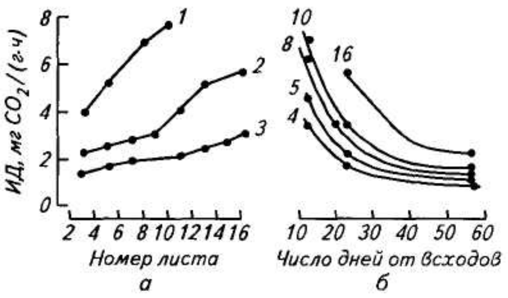


Рис. 100. Дыхательная активность листьев картофеля сорта Приекульский ранний в зависимости от их положения на стебле (а) и возраста *(б)*:
1—3— фаза вегетативного роста, цветения и налива клубней соответственно; *4—16* — номер листа, считая от основания побега

щественно за счет импорта ассимилятов. Когда листья сформировали 40 % площади и стали нетто-экспортерами ассимилятов, их дыхание снизилось в 2—3 раза. Скорость выделения CO2 у завершивших рост листьев составляет в среднем 1,5—2 мг CO_2/(г сухой массы • ч) (табл. 68). По сравнению с другими органами картофеля листья отличаются наибольшей дыхательной активностью.

68. Интенсивность дыхания органов картофеля при температуре 18—22 °С

Орган растения	ИД, мг CO_2/(г сухой массы·ч)	Литературный источник
Листья:		
молодые	7-11	Winkler, 1971
	6-9	Шевелуха, Маханько, 1971
	8-11	Головко, 1984
зрелые	3-5	Winkler, 1971
	3,3	Шевелуха, 1980
	2-3	Головко, 1984
Листья + стебли	1,7-2,9	Sale, 1974
Стебли:		
молодые	1,8	Winkler, 1971
	3,5-4,5	Головко, 1984
зрелые	0,5	Winkler, 1971
	1,0	Головко, 1984
Корни, зрелые	13-20*	Bushnell, 1956
	0,6	Шатилов, Назарян, 1978
	1-3	Головко, 1984
Корни + клубни	0,24-11,1	Sale, 1974
Клубни:	0,4-0,8	Winkler, 1971
зрелые	0,03-0,4	Шатилов, Назарян, 1978
	0,7-1,6	Головко, 1984
	0,6-0,7	Головко, 1986
молодые	0,9-1,6	То же

*Переведена из мл O_2.

Дыхание стеблей и корней составляет в среднем 1—3 мг CO_2/(г·ч), а клубней — на порядок ниже, чем листьев. Скорость выделения CO_2 в зачатках клубней (диаметр менее 1 см) составляет около 2 мг/(г сухой массы·ч) (при 20 °С). По мере роста скорость дыхания снижается до более или менее постоянного уровня (рис. 101). Клубни диаметром 3—7 см дышат с интенсивностью 0,6—0,7 мг CO_2/(г сухой массы·ч). Такой ход дыхания клубней отражает в первую очередь процессы, связанные с ростом. Когда рост столона в длину прекращается и начинается развитие клубня, главную роль в росте клубня играет увеличение размера клеток. Увеличение размера клеток заметно уже у клубней диаметром 1 см. При достижении клубнями сырой массы 30—40 г, что соответствует диаметру около 3 см, этот процесс становится основным. Таким образом, дыхательная способность клубней, как и других органов, снижается по мере их роста.

Рост клубней осуществляется за счет продуктов текущего фотосинтеза, поступающих из листьев и ранее депонированных в стеблях или других частях растения. Если с помощью полной дефолиации растения лишить формирующиеся клубни (диаметр 1,5—2 см) субстрата, то их дыхание на 3—4-е сут после удаления надземной части стабилизируется на более низком уровне и составит около 0,3 мг CO_2/г сухой массы • ч (см. рис. 101). Эта величина сопоставима с интенсивностью выделения CO_2 у зрелых клубней в состоянии покоя при хранении.

Картофель занимает ведущее место в группе растений со сравнительно высокой активностью дыхательного метаболизма листьев. Сравнительно высокая интенсивность дыхания листьев в сочетании с достаточно высокой облиственностью приводит к тому, что в течение значительной части вегетационного периода в дыхании целого растения картофеля доминируют листья (рис. 102). Вклад клубней в выделение CO_2, несмотря на быстрое нарастание массы, сравнительно невелик, что связано с их низкой дыхательной активностью. Причина столь существенной (на порядок) разницы в скорости дыхания листьев и клубней обусловлена общим уровнем и направленностью метаболизма. Зрелые функционально активные листья содержат в среднем около 40 мг белкового азота, что эквивалентно концентрации белка, равной 250 мг/г сухой массы. Белки листьев представлены преимущественно (80%) растворимыми фракциями, что свидетельствует об их ферментной природе и высокой скорости обновления. Содержание белка в

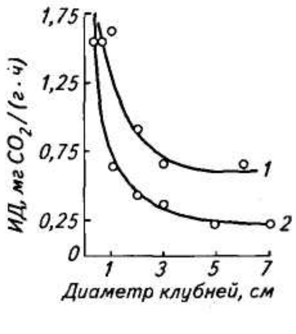


Рис. 101. Интенсивность дыхания клубней интактных (7) и дефолиированных (2) растений картофеля сорта Приекульский ранний

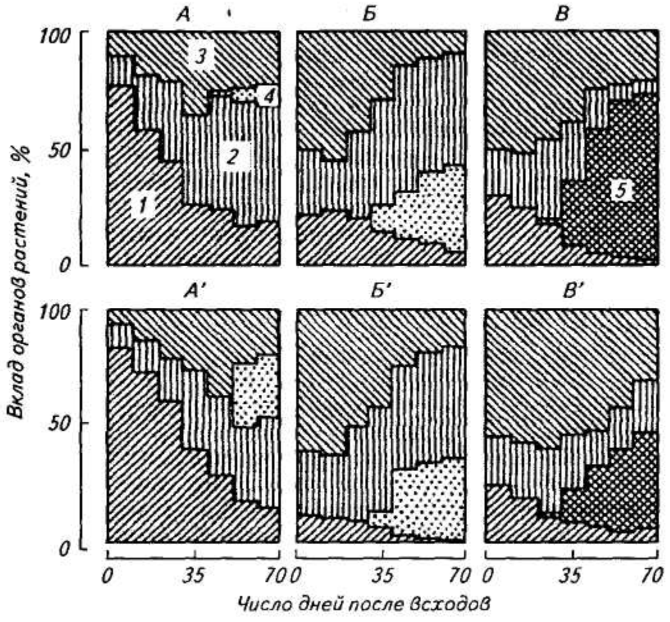


Рис. 102. Доля органов в сухой биомассе целых растений *Trifolium pratense (А), Avena saliva (Б) и Solatium tuberosum (В). А'— В'*— вклад органов в дыхание целых растений: 1—корни; *2*— стебли; *3* — листья; *4*— генеративные органы; 5— клубни

клубнях не превышает 35 мг/г сухой массы, что почти на порядок ниже, чем в листьях. Основную же часть сухой массы клубней составляют углеводы (крахмал).

Вид, сорт	ИД листьев средних ярусов растений разных видов и сортов картофеля в фазе бутонизация — цветение, мг COj/fe сухой массы • ч) при 20 °С
S. tuberosum:	
Идеал	4,5 + 0,2
Искра	3,7 ±0,4
Шарташский	4,6 ±0,5
Приекульский ранний	3,5 ±0,3
S. andigenum	4,5 ±0,2
S. stoloniferum	4,1 ±0,2

Поскольку затраты на синтез и обновление белков — одна из наиболее существенных статей расхода энергии и промежуточных метаболитов, поставляемых дыханием, не удивительно, что листья

и клубни сильно различаются по дыхательной способности и величине коэффициентов дыхания (табл. 69). Различия в химическом составе биомассы и показателях дыхания обусловливают разную эффективность роста листьев и клубней. Данные, представленные в таблице 70, показывают, что существуют значительные различия между надземными и специализированными органами запасания по величине показателя, характеризующего эффективность превращения ассимилятов в биомассу или, другими словами, выход биомассы определенного состава из единицы субстрата (углеводов). Эффективность бывает общей и истинной. *Общая эффективность* включает затраты дыхательного субстрата, связанные с ростом (накоплением биомассы) и с процессами поддержания. При расчете *истинной эффективности* во внимание принимают только затраты, связанные с ростом растения.

69. Коэффициенты дыхания органов растений картофеля (регрессионный метод)

Орган растения	Коэффициент дыхания	
	на рост, г/г	на поддержание, г/(г • суг)
Листья	0,46	0,04
Стебли	0,25	0,03
Корни + подземная часть стеблей	0,19	0,03
Клубни	0,04	0,01

70. Состав сухой биомассы и эффективность роста различных органов растения картофеля (сорт Приекульский ранний)

Орган растения	Содержание, г/г		Эффективность роста, г/г	
	углеводов	протеина	истинная	общая
Листья	0,030	0,230	0,69	0,60
Стебли	0,060	0,115	0,80	0,70
Подземная часть стеблей + корни	0,015	0,100	0,85	0,75
Клубни:				
мелкие	0,410	0,065	0,96	0,90
крупные	0,580	0,045	0,96	0,90

Поскольку энергетические затраты на синтез крахмала примерно в 2 раза ниже по сравнению с затратами на синтез такой же массы белка, то и показатели эффективности превращения ассимилятов в биомассу в клубнях значительно выше, чем в побегах картофеля или плодах других культур, содержащих больше белка.

Эффективность превращения ассимилятов в биомассу закономерно снижается с уменьшением скорости роста у всех органов, особенно быстро, когда относительный прирост биомассы ниже 0,1г/(г ·сут).

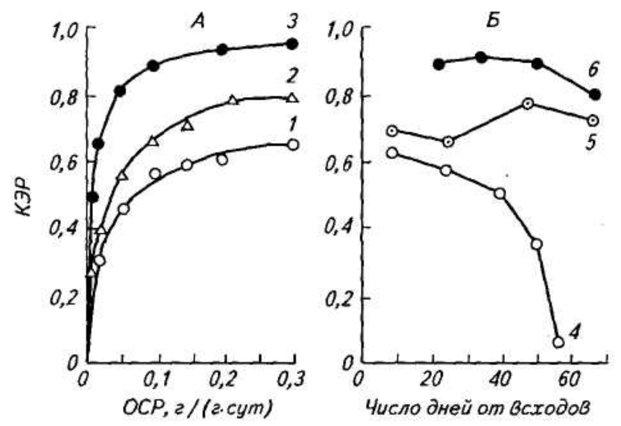


Рис. 103. Коэффициент эффективности роста (КЭР) как функция относительной скорости роста *(А)* и КЭР *(Б)* в онтогенезе растений картофеля:
1 — листья; 2—стебли; *3, 6*— клубни; *4*— надземная часть; 5— целое растение

Выраженный градиент между органами картофеля по эффективности роста и связь этого показателя со скоростью роста дают основания предполагать, что с возрастом растения величина эффективности роста будет изменяться в зависимости от соотношения органов. Из рисунка 103 видно, что формирование клубней не только компенсирует снижение эффективности роста побегов, но и способствует увеличению эффективности роста целого растения.

Эти данные следует учитывать при разработке идеатипа картофеля и в программах селекционного улучшения данной культуры. Полученные результаты указывают на важность оптимизации и контроля за размерами листовой поверхности, так как рост и поддержание донорной функции листьев являются наиболее энергоемкими процессами в растении.

8.6. Минеральное питание

Картофель требователен к условиям произрастания и в первую очередь к почвенному питанию. Концентрации основных минеральных компонентов — N, Р и К в сухой биомассе варьируют в зависимости от органа и возраста растений. Концентрация азота самая высокая (до 6 %) в молодых листьях, калия — в стеблях и черешках (5—7 %). Содержание фосфора в картофеле на порядок ниже, и органы растения меньше различаются по концентрации этого элемента.

До начала бутонизации — цветения в растениях картофеля наблюдается выраженный базипетальный (от верхушки к основанию побега) градиент накопления элементов минерального питания. В период формирования клубней различия между ярусами листьев по содержанию элементов минерального питания постепенно исчезают.

В расчете на лист ярусное распределение элементов питания характеризуется одновершинной кривой с максимумом, соответствующим средним ярусам. Такая зависимость сохраняется в течение всей вегетации. В каждом из листьев средних ярусов накапливается 100—130 мг азота, 6—8 фосфора и 20—30 мг калия. В листьях средних ярусов наблюдается наибольшая разница в абсолютных величинах содержания азота и фосфора между листовыми пластинками и черешками. С повышением и понижением ярусности эти различия уменьшаются. Важно отметить, что листья среднего яруса отличаются также повышенным содержанием сухих веществ, их листовые пластинки заметно крупнее. Так, максимальная площадь листьев среднего яруса достигает 2 $дм^2$, а нижних и верхних — в 4—5 раз меньше.

Концентрация азота, фосфора и калия в листьях варьирует в течение суток. Как правило, ночью она на 15—25% выше, чем днем. Наибольшие суточные колебания наблюдаются в пластинках нижних листьев, наименьшие — в листьях верхнего яруса.

Значительная часть общего азота ($N_о$) листьев представлена азотом белков ($N_б$). Соотношение $N_о/N_б$ в зрелых функционально активных листьях равняется 6, в стареющих снижается до 3. Более 80 % общего количества белков листьев представлено растворимой фракцией, куда входят в основном белки-ферменты.

Формирование и рост клубней влияют на баланс минеральных веществ в листьях — их отток начинает преобладать над поступлением. Уменьшение содержания азота, фосфора и калия в листьях среднего яруса составляет 20—30 %, а в нижних достигает 80 %. Расчеты показывают, что за 1 сут из листьев средних ярусов в клубни может перемещаться до 20 мг азота, около 2 фосфора и более 5 мг калия. Это примерно в 2—3 раза больше, чем из нижних листьев.

По содержанию азота и калия на единицу сухой массы клубни уступают надземным органам. Максимальная концентрация $N_о$ (2—2,5 %) отмечена в зачатках клубней. Содержание калия в молодых клубнях может достигать 3—4 %, а фосфора — 0,4—0,5 %. В зрелых клубнях концентрация N и K в 2—2,5 раза, а P — в 4—5 раз ниже.

Как видно из таблицы 71, растения картофеля среднепозднего сорта Берлихинген к уборке содержали в биомассе свыше 8 г основных элементов минерального питания. При этом клубни существенно превышали надземные органы по абсолютному содержанию фосфора и калия. Анализ динамики показывает, что за пери-

од от всходов до цветения в растения поступило свыше 70 % NPK, в том числе до 95 % азота (рис. 104).

71. Накопление азота, фосфора и калия в органах растения картофеля, г/растение

Часть растения	Всходы			Цветение			Клубнеобразование			Уборка		
	N	P	K	N	P	K	N	P	K	N	P	K
Листовые пластинки	0,20	0,07	0,22	1,06	0,27	1,11	0,90	0,24	1,03	0,53	0,15	0,68
Черешки	—	—	—	0,06	0,06	0,48	0,05	0,07	0,37	0,03	0,04	0,34
Стебли	0 06	0 03	0,22	0,19	0,13	1,11	0 14	0 18	1 17	013	0 09	0 93
Клубни				0,32	0,16	0,66	0,77	0,52	2,00	0,99	0,80	3,51
Целое растение	0,26	0,10	0,45	1,60	0,62	3,36	1,87	1,00	4,76	1,70	1,09	5,45

Примечание. Урожайность клубней 410 ц/га.

В среднем высокопродуктивные агроценозы картофеля накапливают до 250 кг/га калия, свыше 150 азота и около 25 кг фосфора. Основная часть (80—85 %) минеральных элементов содержится в клубнях. Вынос минеральных элементов с урожаем клубней варьирует в пределах 220—380 кг/га, в том числе N, P и K соответственно 80—140, 11—12 и 130—220 кг/га. Чтобы обеспечить поступление необходимого количества минеральных элементов, агроценозы картофеля поглощают за 1 сут на 1 га 2—4 кг азота, 3—6 калия и 0,2—0,4 кг фосфора. Помимо основных элементов картофель накапливает много Ca, Mg и S: 40, 20 и 12 кг/га соответственно.

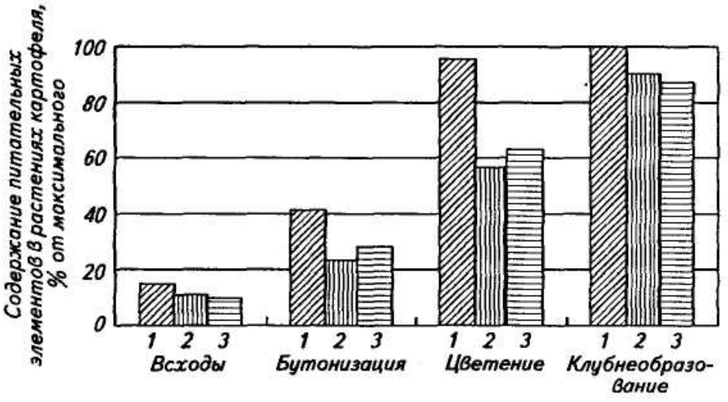


Рис. 104. Содержание (% от максимального) азота (7), фосфора *(2)* и калия *(3)* в растении картофеля в онтогенезе

Причем значительная часть этих элементов (Ca —4%, Mg —40, S — 50 %), а также около 1 г Mo, 40 Cu, 45 Mn и 100 г Zn выносится с урожаем клубней.

Наибольшему урожаю чаще соответствует более богатый набор в растениях главнейших элементов питания — N, P, K, Ca и Mg. Эта зависимость проявляется ярче при удобрении почв с низким естественным плодородием (табл. 72). Внесение N, P и K повышает урожайность благодаря лучшему развитию ботвы, увеличению листовой поверхности. Так, на слабоокультуренных почвах фитомасса клубней возрастает в три раза, а ботвы — в пять раз. На среднеокультуренных почвах удобрения увеличивают биомассу ботвы и клубней на 25—30 %.

72. Влияние удобрений на химический состав·урожайность клубней картофеля

Вариант опыта	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Cl	Урожайность, ц/га
	% сухой массы							
Соеднеокулытоенная почва								
Контроль	1,05	0,16	1,48	1,05	0,08	0,04	0,17	242
$N_{90}P_{120}K_{60}$	1,52	0,22	2,12	0,04	0,12	0,03	0,35	320
Слабоокулыпуренная почва								
Контроль	0,91	0,21	1,18	0,06	0,08	_	0,25	67
$N_{120}P_{120}K_{120}$	1,38	0,23	1,156	0,05	0,12	—	0,22	199

Применение минеральных и органических удобрений наиболее эффективно при наиболее полном соответствии физиологических особенностей растений заданному уровню минерального питания. Дифференциация сортов картофеля по реакции на удобрения тесно связана с их скороспелостью (табл. 73). Скороспелые сорта должны в более короткое время использовать примерно столько же элементов питания, сколько потребляют позднеспелые формы. Лучшая отзывчивость скороспелых сортов на применение удобрений обусловлена быстрым прохождением межфазных периодов и сжатыми сроками синтеза органического вещества. Ускоренный рост растений приводит и к более интенсивному потреблению элементов питания.

73. Влияние удобрений на урожайность разных сортов картофеля

Сорт	Вариант опыта	Урожайность клубней при уборке			
		ран	ней	поздней	
		т/га	%	т/га	%
Кобблер (раннеспелый)	Без удобрений	6,0	100	13,5	100
	Навоз +NPK	9,4	156	16,8	124
Берлихинген (среднепоздний	Без удобрений	6,9	100	30,0	100
	Навоз + NPK	8,2	120	41,5	138

Для оптимизации минерального питания картофеля необходимо учитывать множество факторов и биологических взаимосвязей. Обобщенная зависимость урожая клубней от дозы азота представляет собой кривую с насыщением. В большинстве случаев линейный рост урожая отмечается при увеличении дозы азота до 100— 125 кг/га. Внесение азота свыше указанной дозы, в пределах 150— 300 кг/га, обычно не дает прибавки урожая, а повышение доз до 300—350 кг/га приводит к резкому снижению урожая клубней. При этом эффективность дозы азота может зависеть от плотности агроценоза. Считается, что плотные посевы нуждаются в более высоких дозах азотных удобрений. Однако следует иметь в виду, что при внесении высоких доз азота в клубнях накапливается $N—NO_3$~ выше ПДК, что не только снижает крахмалистость и ухудшает вкусовые качества, но и опасно для здоровья.

Более высокие урожаи картофеля получают, когда масса клубней достигает массы ботвы раньше, чем масса ботвы достигнет своего максимума. Внесение половинной дозы минеральных удобрений локально способствует более быстрому формированию урожая, значительно ускоряет процессы клубнеобразования, особенно на ранних этапах.

8.7. Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам

Картофель — растение умеренно прохладного климата с относительно высокой влажностью почвы. Рост растений начинается при температуре почвы 5—7 °С. В фазе вегетативного роста оптимальная среднесуточная температура почвы составляет 15—17 °С, в период клубнеобразования — на 2—3 °С ниже. Более высокие температуры тормозят рост и развитие растений, задерживают формирование клубней.

Культурный картофель отличается высокой чувствительностью к заморозкам. Весной при действии температур — 1...—2°С ботва вымерзает, но с установлением положительных температур снова отрастает. Однако из-за нарушения роста и развития урожай клубней в этом случае резко снижается.

В средней зоне максимальные приросты ботвы отмечены на посадках с умеренно влажной почвой при температуре 17—22 °С. Понижение среднечасовой температуры воздуха до 13 °С и ниже уменьшает скорость роста ботвы в 1,5—2 раза. В течение 1 сут максимальные темпы роста клубней зарегистрированы при температуре воздуха 13—19 °С.

Реакция роста растений на температуру сортоспецифична. Из таблицы 74 видно, что повышенная температура больше замедляет накопление урожая позднеспелых сортов, чем ранних. При более высоких температурах ускоряются старение и пожелтение листь-

ев, что неблагоприятно сказывается на продуктивности позднеспелых сортов. При высокотемпературном режиме эти сорта формируют также меньше клубней в расчете на один куст. Ранние сорта реагируют на пониженные температуры замедлением роста ботвы, особенно в ночные часы, тогда как у поздних сортов скорость роста изменяется незначительно (рис. 105).

74. Урожай картофеля в зависимости от температурных условий выращивания (по данным Шевелухи и Маханько)

Сорт	Температура воздуха, °С	Урожайность, г/сосуд	Число клубней на 1 кусте	Содержание крахмала, %
Ранние:				
Белорусский ранний	18-22	610,3	21,3	11,7
	10-14	598,6	22,3	9,7
Зорька	18-22	537,6	25,3	13,7
	10-14	541,6	27,6	11,2
Позднеспелые:				
Огонек	18-22	606,6	15,6	15,6
	10-14	706,6	21,3	14,5
Садко	18-22	527,0	20,6	16,3
	10-14	857,3	30,6	15,7
Верба	18-22	490,0	18,3	20,5
	10-14	647,5	24,7	19,9

Следует отметить, что клубни, выращенные при температуре 10—14 °С, отличаются повышенными урожайными свойствами. Продуктивность растений, полученных из этих физиологически более молодых клубней, на 30 % выше.

Высокие температуры в сочетании с засухой (менее 50 % НВ) сильно снижают урожай. В таких условиях рост клубней прекращается, феллоген отмирает, а пробковый слой утолщается и затвердевает. При наступлении более благоприятных условий (выпадение осадков) рост клуб-

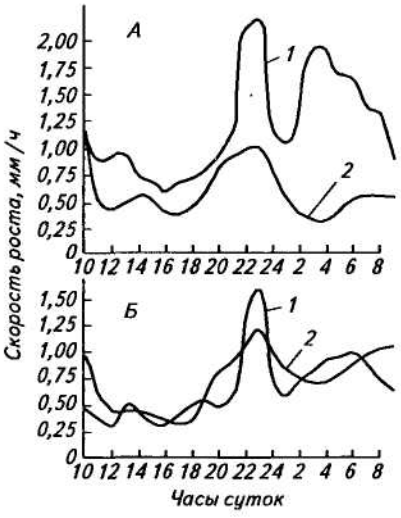


Рис. 105. Суточная периодичность роста стеблей и листьев картофеля раннеспелого *(А)* и позднеспелого (Б) сортов при высокой 18-22 °С *(1)* и низкой 10-14 °С (2) температурах (по Шевелухе, Маханько, 1988)

ней полностью не восстанавливается, отрастают только верхушки, что ведет к образованию перетяжек и деток.

По сравнению с другими культурами картофель не очень требователен к почвенным условиям. Однако для получения высоких урожаев клубней хорошего качества необходимо, чтобы почва была достаточно аэрированной, рыхлой со слабокислой или нейтральной реакцией.

Картофель — светолюбивое растение, в затененных местах его рост угнетается. При недостатке света происходят пожелтение ботвы, вытягивание стеблей, растения не цветут, клубнеобразование ослаблено. Поэтому картофель не рекомендуют выращивать в междурядье плодовых и кустарниковых насаждений, в кулисах, в тени строений. При прорастании в темноте ростки этиолированные, с вытянутыми междоузлиями, легко обламываются. Поэтому предпосадочное проращивание клубней осуществляют на свету. Проростки получаются короткие, утолщенные, зеленые с небольшими листочками на верхушке. Они меньше травмируются при посадке.

Посадка пророщенными на свету (физиологически более старыми) клубнями ускоряет появление всходов на 7—10 дней, сокращает продолжительность вегетации картофеля на 2—3 нед. Иными словами, предварительное проращивание семенного материала способствует получению раннего (через 60—70 дней после посадки) урожая.

Картофель поражается многочисленными болезнями и повреждается вредителями. В России экономически ощутимый вред причиняют следующие бактериальные и грибные болезни: фитофтороз, или бурая гниль, ризоктиниоз, или черная парша, сухая гниль клубней, парша обыкновенная, черная ножка, мокрые гнили клубней и кольцевая гниль клубней. Среди вредителей самыми вредоносными являются золотистая и бледная картофельные нематоды, колорадский жук, картофельная коровка и картофельная моль. Большой вред причиняют проволочники, совки и хрущи.

Бактериальные и грибные болезни вызывают чаще всего повреждение листьев и стеблей. Это снижает ассимиляцию, затрудняет отток запасных веществ в клубни, уменьшает урожайность. Болезни поражают клубни во время вегетации и последующего хранения, что приводит к большим потерям и ухудшению качества.

На эффективность картофелеводства сильно влияют многочисленные вирусные и вироидные болезни. Эти заболевания в зависимости от вида вируса, погодных условий, агротехнических мероприятий, срока проявления инфекций и устойчивости к ним сортов вызывают значительное снижение урожайности (на 20— 80 %) и содержания крахмала в клубнях (на 1—2 %). Особенно

опасны вирусы, вызывающие скручивание листьев. Некоторые вирусы образуют некрозы в клубнях.

У больных растений сильно подавляется фотосинтетическая активность листьев, снижаются синтез и накопление сахаров, уменьшается содержание зеленых и желтых пигментов. Они отстают от здоровых (безвирусных) растений по скорости роста листовой поверхности и суммарному (за весь период вегетации) фотосинтезу. Интенсивность дыхания, измеренная в различные периоды онтогенеза, в среднем на 15—20 % выше у инфицированных растений.

У вегетативно размножаемого картофеля основным источником инфекции является больной маточный клубень. Поэтому для посадки следует использовать только оздоровленный материал и устойчивые сорта. Схемы промышленного оздоровления сортов картофеля включают: получение регенерантов, свободных от вирусной инфекции, из верхушечных меристем; их ускоренное размножение in vivo и in vitro; сохранение коллекции оздоровленных сортов in vitro. Разработка метода получения безвирусного материала стала возможной благодаря накопленным знаниям по регуляции морфогенеза, роста и развития картофеля, применению современных биотехнологий. Все этапы создания безвирусного семенного материала должны сопровождаться анализами на наличие вируса.

Вирусы, поражающие картофель, переносятся в основном тлями. Инфекционную цепь вирусных болезней можно прервать профилактическими агротехническими мероприятиями (раннее уничтожение ботвы, фитопрочистки) и уничтожением переносчиков с помощью инсектицидов. Этому также способствует выращивание устойчивых к вирусам сортов. Возделывание устойчивых сортов картофеля — экономически самое выгодное и экологически эффективное мероприятие в борьбе с болезнями и вредителями. Поэтому выведение устойчивых сортов картофеля — одна из главных задач селекционеров, которая успешно решается при использовании в качестве доноров устойчивости диких примитивных культурных видов, межвидовых гибридов и перспективных сортов.

8.8. Генетико-селекционное улучшение картофеля

Для любой культуры, включая картофель, повышения продуктивности можно добиться улучшением условий выращивания (совершенствованием агротехники) и/или улучшением генотипа (созданием новых сортов).

На первых этапах селекции картофеля отбирали формы с укороченными столонами, более ранним созреванием клубней, сла-

бой реакцией клубнеобразования на длину дня. Признаки скороспелости полигенны, и сорта гетерозиготны по большинству из них. Скрещивание двух раннеспелых сортов дает 60 % ранних сортов, а скрещивание раннего сорта с поздним — только 20%. Поздние сорта, как правило, продуктивнее ранних.

В США начиная с 1920 г. продуктивность картофеля повысилась в 6 раз — с 5,6 до 33,6 т/га. Это произошло вследствие улучшения агротехники, использования средств химизации (удобрения и пестициды), орошения, переноса основных площадей возделывания картофеля в более благоприятные западные районы. Установлено, что наибольший потенциал продуктивности свойствен сортам ранней селекции. Эти сорта отличаются более поздним созреванием ботвы. Сорта, выведенные в 1950— 1970 гг., давали более низкий урожай, но раньше созревали и отличались устойчивостью к парше. Клубни имели хороший товарный вид.

Важнейшая задача селекционеров — получение высокоурожайных сортов и форм, устойчивых к пестицидам, болезням и вредителям. Современное направление селекции — создание сортов с неспецифической устойчивостью. Это касается особенно иммунитета к различным расам и типам фитопатогенов.

По сравнению с другими культурами (кукуруза, соя, пшеница, хлопчатник, сорго, ячмень, горох), рост урожайности которых в последнее столетие на 60—90 % обусловлен их селекционным улучшением, продуктивность картофеля значительно слабее затронута селекционным процессом. Это объясняется несколькими причинами. Во-первых, картофель достаточно пластичная культура, хорошо отзывающаяся на улучшение условий выращивания. Во-вторых, селекция была направлена на выведение в основном раннеспелых и среднеспелых сортов, которые менее урожайны, чем позднеспелые сорта, из-за более быстрого старения ботвы. В-третьих, довольно сложно комбинировать продуктивность, устойчивость и потребительские свойства картофеля. Значительная часть урожая картофеля (в США более 50 %) подвергается переработке. Для производства чипсов, консервов, заморозки и высушивания используют картофель определенного качества. В результате требования маркетинга сильно сузили генетическую базу для повышения продуктивности.

Вместе с тем следует отметить, что усилиями селекционеров созданы сорта, сочетающие урожайность и высокое (более 20 % сырой массы клубней) содержание крахмала. В настоящее время получены сорта с крахмалистостью 24—27 %, ведутся разработки по выведению крахмалистых сортов с комплексом других хозяйственно-ценных признаков.

Сортообновление важно еще потому, что, несмотря на периодическое обновление, растения картофеля, размножаемые вегета-

тивно, с каждым годом становятся стадийно старше. В итоге это приводит к снижению продуктивности и устойчивости сорта.

В последние 10 лет интенсивно развивались исследования в области биотехнологии картофеля, основанной на методах генной инженерии растений. Для картофеля наибольшее практическое значение имеет выведение трансгенных сортов, устойчивых к гербицидам, болезням и вредителям, в частности к колорадскому жуку. По оценкам специалистов, в годы массового распространения этого вредителя страна теряет до 40 % урожая. Многолетние усилия по выведению устойчивых к жуку сортов традиционными методами селекции заметных положительных результатов не принесли. Среди диких видов картофеля имеются виды, устойчивые к жуку, например *Solarium chacoense.* Однако их устойчивость обусловлена высоким содержанием опасных для человека алкалоидов. До сих пор единственным способом защиты картофеля от жука остается применение инсектицидов.

Выведенные за рубежом на основе новых генноинженерных подходов сорта картофеля Супериор Ньюлиф, Русеет Фурбанк Ньюлиф, устойчивые к колорадскому жуку, дают ощутимую экономию средств, так как не требуются дорогостоящие препараты для проведения химических обработок. Они избавляют от возможных нежелательных экологических, токсикологических и генетических последствий применения инсектицидов.

Ген устойчивости к колорадскому жуку был выделен из бактерии Bacillus thuringiensis, которая живет на листьях картофеля и безвредна для человека. Этот ген встроили в геном картофеля, в результате чего его листья стали несъедобными для колорадского жука.

8.9. Урожай и его качество

Картофель отличается высокой потенциальной биологической продуктивностью. Позднеспелые сорта способны давать до 1000 ц/га клубней, раннеспелые сорта менее урожайны, их потенциальная биологическая продуктивность составляет 600—700 ц/га.

Формирование клубня включает два взаимосвязанных процесса: последовательное деление и растяжение клеток внутренней и наружной паренхимы; отложение запасных веществ (крахмала). Молодые клубни — мощный акцептирующий орган, с переходом растений к клубнеобразованию поток ассимилятов из листьев всех ярусов направлен преимущественно в молодые клубни. Основным продуктом, транспортируемым по флоэме в клетки паренхимы клубней, является сахароза. Углерод сахарозы используется для построения клеточных стенок и других полимеров, часть его подвергается окислительным превращениям. Образуемые при этом

энергия и метаболиты расходуются на новообразование и поддержание клеточных структур. Остальная сахароза превращается в крахмал.

Синтез крахмала в запасающей паренхиме клубней картофеля осуществляется с участием нескольких ферментов (рис. 106). Основными ферментами являются АДФГ-пирофосфорилаза, АДФГ-крахмалсинтаза и крахмалофосфорилаза, при определенных условиях действующая как крахмалсинтезирующий фермент. Активность этих ферментов изменяется в ходе радиального разрастания субапикальной части столона и перехода его в клубень. Активность фосфорилаз увеличивается перед клубнеобразованием и достигает максимума во время инициации клубней. Позднее, с развитием клубней, возрастает активность крахмалсинтазы и пирофосфорилазы, катализирующей синтез АДФГ-глюкозы, которая затем превращается в крахмал с участием крахмалсинтазы. Эти процессы протекают в амилопластах, которые подобно хлоропластам содержат тилакоиды и граны.

Клубнеобразование можно рассматривать как процесс разрастания тканей субапикальной части подземного побега с депонированием ассимилятов. Способность клубней картофеля накапливать крахмал зависит и от особенностей их роста. Отдельные клубни обычно растут с различной скоростью. Скорость роста связана с продолжительностью клеточных делений. Чем больше способ-

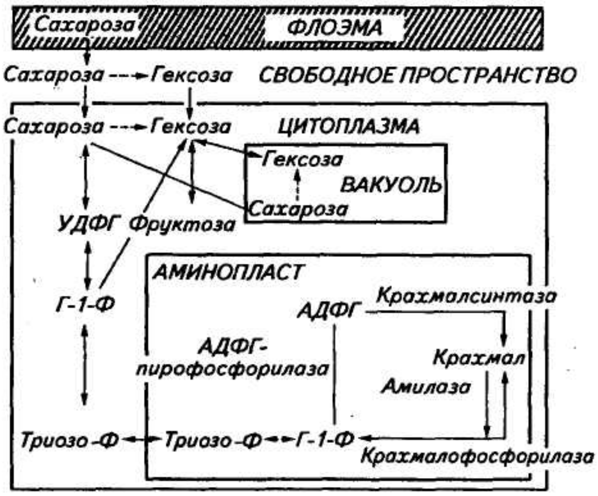


Рис. 106. Схема синтеза крахмала в запасающей паренхиме клубней картофеля (по Mares, Marschner, 1978)

ных к растяжению клеток, тем больше крахмала смогут накопить клубни при достаточных снабжении ассимилятами и продолжительности периода налива. На уровень накопления крахмала в клубнях значительное влияние оказывают внешние условия (фотопериод, температура и др.). Заметное снижение крахмалистости, а соответственно, и качества урожая наблюдают во влажные и прохладные вегетационные периоды. Клубнеобразованию и накоплению крахмала способствует высокая освещенность.

Поглощение сахаров из внеклеточной среды — один из важнейших этапов в процессе отложения запасных соединений. Большая часть ассимилятов, поступающих в запасающие органы, проходит через свободное пространство паренхимной ткани, а оттуда, преодолев мембраны, внутрь клеток. Растворимые сахара проникают через мембраны клеток как пассивно, путем диффузии по градиенту концентрации, так и активно, с участием переносчиков и затратой энергии. Длительное время полагали, что в отличие от запасающей паренхимы корня сахарной свеклы, клетки которой поглощают сахарозу преимущественно по активному пути, поступление сахарозы в клетки клубня происходит в основном диффузионно по градиенту концентрации. Сравнительно недавно обнаружено, что запасающие клетки связаны с флоэмой множеством плазмодесм. Это указывает на возможность симпластного транспорта сахарозы. В молодых клубнях картофеля сахароза разгружается симпластно и диффундирует из ситовидных элементов в цитоплазму запасающих клеток по градиенту концентрации. С участием переносчиков происходит транспорт растворимых сахаров через мембрану амилопласта.

Известно, что активность ключевого фермента синтеза крахмала — АДФГ-пирофосфорилазы находится под контролем соотношения гормонов (гиббереллины/абсцизовая кислота). Химический регулятор хлорхолинхлорид (ССС) способен оказывать антигиббереллиновый эффект. На этапе превращения геранил — геранилпирофосфат ССС ингибирует биосинтез гиббереллинов, уменьшая тем самым их содержание. Кроме того, ССС при взаимодействии с природными гормонами растения не только снижает количество ИУК, но одновременно сдвигает баланс ИУК/АБК, что положительно влияет на накопление биомассы клубней и увеличение содержания в них крахмала. Экзогенная АБК вызывает повышение крахмалсинтезирующей способности на тех этапах роста клубня, на которых осуществляется активный синтез крахмала.

При обработке ССС растений двух отличающихся по скороспелости сортов картофеля накопление сырой и сухой массы клубней значительно повышалось уже через 20 дней после обработки (табл. 75). Однако при уборке (40 дней после обработки) положительный эффект ССС на урожай наблюдался только у среднепозд-

него сорта Идеал. Повышение урожая клубней происходило вследствие увеличения массы товарных клубней. К уборке клубни картофеля накапливали больше белка и крахмала, содержали меньше растворимых сахаров.

75. Накопление биомассы и число товарных клубней картофеля при обработке растений хлорхолинхлоридом, г/куст

Сорт	20 дней после обработки			40 дней после обработки		
	масса, г		число	масса, г		число
	сырая	сухая	клубней	сырая	сухая	клубней
Сахалинский						
контроль	207 + 35	37,5	9,4	716 ±54	143,1	11,1
опыт	343 ± 25	57,4	13,9	860 + 78	171,9	10,7
Идеал:						
контроль	167 ± 29	29,3	10,6	700 ± 60	140,4	8,5
опыт	379 ± 60	66,0	16,4	948 ± 21	189,6	8,5

Величина и качество урожая картофеля зависят от многих факторов. Важнейшими из них являются погодные условия, свойства почвы, агротехника, сорт.

Качество клубней картофеля определяют содержание сухого вещества, редуцирующих сахаров, крахмала, величина крахмальных зерен. Химический состав сухой биомассы зрелых клубней приведен ниже. Более 95 % биомассы картофеля — продукты фотосинтеза.

Вещество	Химический состав биомассы зрелых клубней, %
Крахмал	70
Редуцирующие сахара	0,5-2,0
Сахароза	0,5—1,0
Лимонная кислота	2
Общий азот	1—2
Белковый азот	0,5-1,0
Жиры	0,3-0,5
Клетчатка	2-4
Зола	4,6

Как уже отмечалось, картофель богат крахмалом, 1 кг сухого вещества картофеля соответствует 600—800 крахмальным единицам. Содержание сырого протеина в клубнях на порядок ниже. Содержание зольных элементов варьирует от 4 до 6 %.

При производстве и хранении продуктов из картофеля, особенно жаренных во фритюре, решающую роль играет низкое содержание редуцирующих сахаров. При жарке между восстанавливаю-

щими сахарами и аминокислотами происходит реакция, в результате которой продукт темнеет, его вкусовые качества ухудшаются.

Потемнение сырой мякоти картофеля обусловлено ферментативным окислением полифенолов, а изменение окраски при варке вызывается образованием соединений ионов железа с дифенолами.

На величину и качество клубней большое влияние оказывают минеральные удобрения. При применении высоких доз азотных удобрений (свыше 100 кг/га) происходит снижение содержания крахмала в клубнях. Повышенные дозы азота могут вызывать и накопление нитратов. Чаще всего это случается при засухе, когда рост клубней приостанавливается. Существуют и сортовые различия по содержанию нитратов. При правильной агротехнике клубни содержат от 10 до 500 мг нитратов на 1 кг сырой массы.

Для получения высоких урожаев необходимы фосфорные удобрения, которые положительно влияют на сроки созревания и вкусовые качества клубней. Благодаря фосфору увеличиваются способность к заживлению повреждений и пригодность к механизированной уборке.

Калий играет большую роль в регулировании процессов образования, передвижения и запасания ассимилятов. Правильный выбор доз калийных удобрений имеет большое значение при выращивании картофеля для производства крахмала. Повышенное внесение калийных удобрений снижает концентрацию крахмала в клубнях, хотя сбор крахмала остается высоким вследствие повышения урожайности. На содержание крахмала влияет и форма калийного удобрения. Повышение содержания хлоридов в почве и растениях при внесении калийной соли подавляет передвижение ассимилятов и снижает содержание крахмала в клубнях.

Основная часть азотистых веществ клубней представлена белками, свободными аминокислотами и их амидами. Белки довольно хорошо сбалансированы по составу незаменимых аминокислот, поэтому имеют высокую биологическую питательную ценность.

Кроме крахмала и белков в питательную и кормовую ценность картофеля вносят вклад органические кислоты, липиды, витамины, гликоалкалоиды. Среди органических кислот преобладают лимонная и яблочная. Картофель — важный источник аскорбиновой кислоты, содержание которой в зрелых клубнях составляет 20 мг %, а в молодых вдвое выше. В клубнях содержатся также витамины группы В (около 1 мг %), РР (0,5—1,5 мг %), пантотеновая кислота (0,3 мг %).

Качество картофеля зависит и от условий хранения. При хранении картофеля, предназначенного для производства сухих и фритюрованных продуктов, нельзя допускать накопления редуцирующих сахаров. Поэтому оптимальной является температура не ниже 7 °С, при которой активность ферментов, разрушающих крахмал с образованием растворимых сахаров, минимальна. Если

температура хранения ниже, то для удаления накопившихся редуцирующих сахаров клубни картофеля выдерживают 1—2нед при температуре 16—18°С.

Картофель, предназначенный для получения крахмала, должен быть физиологически зрелым. В недозревших клубнях крахмальные зерна мелкие, а содержание крахмала низкое.

Важнейшим критерием качества кормового картофеля является высокое содержание крахмала и сырого протеина при высокой урожайности. Поэтому при выращивании этой культуры необходимо достаточное азотное питание. 1 га посева картофеля при урожайности 2 т дает 6,5 тыс. кормовых единиц. В животноводстве помимо клубней можно использовать ботву картофеля, богатую ценными питательными веществами.

Контрольные вопросы и задания

1. Опишите онтогенез картофельного растения и раскройте его особенности. 2. Какую роль играет материнский клубень в формировании нового растения? 3. В чем заключается процесс перехода столона в клубень? 4. Опишите возрастные закономерности изменения фотосинтеза и дыхания листьев картофеля. 5. Кратко охарактеризуйте функциональную активность фотосинтетического аппарата картофеля на разных уровнях организации (субклеточном, тканевом, организменном, ценотическом). 6. Охарактеризуйте дыхание картофельного растения и его частей (органов). В чем состоят возрастные особенности дыхания молодых клубней? Чем вызвана высокая чувствительность молодых клубней к аэрации почвы? 7. Дайте количественную оценку роли дыхания в продукционном процессе картофеля. 8. Какие тип почвы и влажность наиболее благоприятны для роста и формирования урожая картофеля и почему? 9. Какие величины транспирационного коэффициента и продуктивности транспирации характерны для культуры картофеля в различных климатических зонах России? 10. Назовите критические периоды в жизни картофельного растения по отношению к влаге. Каковы величины сезонного водопотребления данной культуры? 11. Каковы физиологические потребности картофеля в минеральном питании, на каком этапе роста и развития растения наиболее нуждаются в минеральных элементах? 12. Назовите возможные причины накопления нитратов в клубнях и пути его снижения. 13. Какие физиологические и биохимические процессы протекают в клубнях после уборки? 14. Дайте физиологическое обоснование требований к условиям хранения клубней. 15. Сравните картофель с другими культурами по показателям продуктивности (ЧПФ, продуктивность хлорофилла, $К_{хоз)}$ листовой индекс, УПП, относительная площадь листьев и др.). 16. Охарактеризуйте картофель по устойчивости к биотическим факторам. 17. Расскажите о современных направлениях селекционно-генетического улучшения картофеля. Какие морфофизиологические и биохимические особенности этой культуры учитываются при этом?

ЛИТЕРАТУРА

Головко Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). — СПб.: Наука, 1999.-204 с.

Гуляев Б. И., Митрофанов Б. А., Борисюк В. А. Фотосинтез, рост и продуктивность сахарной свеклы // В кн.: Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений. — Киев: Наукова думка, 1989. — С. 113—139.

Жученко А. А., Рожмина Т. А. Мобилизация генетических ресурсов льна. — М.: Старица, 2000. — 224 с.

Кумаков В. А., Березин Б. В., Евдокимова О. А. и др. Продукционный процесс в посевах пшеницы. — Саратов, 1994. — 202 с.

Маркаров А. М., Головко Т. К., Табаленкова Г. Н. Морфофизиология клубнеоб-разования растений. — СПб.: Наука, 2001. — 208 с.

Образцов А. С. Потенциальная продуктивность культурных растений. — М.: Росинформагротех, 2001. — 360 с.

Тарчевский И. А. Метаболизм растений при стрессе. — Казань: Изд-во ФЭН, 2001.-275 с.

Ше'велуха В. С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе — М.: Колос, 1992. - 398 с.

ШпаарД., Элмер Ф., Постников А. и др. Зернобобовые культуры / Под ред. Д. Шпаара. — Минск: ФУАинформ, 2000. — 264 с.

Duvick D. N., Cassman K. Y. Post — green revolution trends in yiels potential of temperate mais in USA.— Crop Science, 39, 1999,— p. 1622—1630.

Eyans L. T. Crop evolution, adaptation and yield. — Cambridge: Cambridge University Press, 1996.— 500 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 3
Глава 1 ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА 5
1.1. Донорно-акцепторные отношения 7
1.1.1. Регуляция фотосинтеза активностью акцептора 7
1.1.2. Лимитирование фотосинтеза донором 9
1.1.3. Лимитирование акцептором 11
1.2. Фотосинтез 12
1.2.1. Внутривидовые различия по ИФ 13
1.2.2. Связь между ИФ и площадью листьев 15
1.2.3. Связь ИФ с продолжительностью функционирования листа 17
1.2.4. Активность рибулезобифосфат-карбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О) 18
1.2.5. Транспорт электронов 20
1.2.6. Фотосинтез и структура посева 21
1.2.7. Фотосинтетический потенциал 22
1.2.8. Поглощение света посевом 23
1.3. Дыхательные затраты 24
1.3.1. Фотодыхание 24
1.3.2. Темновое дыхание 24
1.3.3. Сортовые различия 26
1.4. Относительная скорость роста 27
1.5. Скорость роста посева 27
1.5.1. Внутривидовые различия 28
1.5.2. Связь массы побега и СРП с урожайностью 29
1.6. Пространственная структура посева 30
1.7. Транспорт и распределение ассимилятов 31
1.8. Уборочный индекс 35
1.8.1. Повышение $К_{хоз}$ в процессе селекции 37
1.8.2. Источники повышения $К_{хоз}$ 38
1.9. Структура урожая 45
Контрольные вопросы и задания 49
Глава 2 ПШЕНИЦА 50
2.1. Физиология развития, органогенез и формирование элементов продуктивности у пшеницы 50
2.1.1. Этапы органогенеза 50
2.1.2. Строение, рост и ярусная изменчивость листьев 52
2.1.3. Строение, рост и ярусная изменчивость междоузлий стебля 53
2.1.4. Строение, рост и развитие корневой системы 54
2.2. Строение зерновки и физиология прорастания семян 56
2.3. Фотосинтетическая деятельность и фотосинтетическая продуктивность пшеницы 58
2.3.1. Фотосинтетический потенциал 58
2.3.2. Интенсивность фотосинтеза листьев и других хлорофиллоносных органов 60
2.3.3. Чистая продуктивность фотосинтеза 62
2.3.4. Пигментный комплекс и хлорофилльный индекс 63
2.3.5. Коэффициент эффективности фотосинтеза 66
2.3.6. Коэффициент использования солнечной энергии (КПД ФАР) 67
2.3.7. Фотосинтез и урожай пшеницы 68
2.3.8. Продукционный процесс зерновых культур при повышенной концентрации CO_2 в воздухе 70
2.4. Дыхание и общий баланс сухого вещества у пшеницы 74
2.5. Накопление и распределение азота в растениях пшеницы 76
2.6. Урожай и качество зерна пшеницы 79
2.7. «Истекание» зерна пшеницы (энзимо-микозное истощение семян) 81
2.8. Прорастание зерна в колосе 83
2.9. Полегание пшеницы 85
Контрольные вопросы и задания 87
Глава 3 КУКУРУЗА 88
3.1. Морфологические особенности, рост и развитие растений 88
3.2. Водный обмен 94
3.3. Формирование и функционирование фотосинтетического аппарата 96
3.4. Дыхание и его роль в продукционном процессе 102
3.5. Минеральное питание 104
3.6. Ценотическое взаимодействие растений 106
3.7. Формирование урожая и его качество 111

3.8. Адаптация к неблагоприятным условиям ... 114
3.8.1. Влияние пониженной температуры ... 114
3.8.2. Отношение к высокой температуре, жаростойкость и засухоустойчивость ... 116
3.8.3. Солеустойчивость ... 116
3.8.4. Вредители и болезни ... 117
3.9. Генетико-селекционное улучшение ... 118
3.9.1. Физиолого-генетические основы функционирования гетерозисных гибридов ... 118
3.9.2. Состояние и перспективы традиционной селекции ... 120
3.9.3. Биотехнология кукурузы ... 123
Контрольные вопросы и задания ... 125
Глава 4 ЗЕРНОБОБОВЫЕ КУЛЬТУРЫ ... 126
4.1. Морфологические особенности ... 127
4.2. Идеатипы (биотипы) и современные сорта ... 128
4.3. Онтогенез, рост и развитие ... 132
4.3.1. Прорастание и появление всходов ... 132
4.3.2. Вегетативный рост и репродуктивное развитие ... 133
4.3.3. Фазы развития и микрофенология ... 134
4.3.4. Периоды роста, развития растений и формирования урожая ... 135
4.3.5. Продолжительность вегетации и отдельных периодов ... 137
4.4. Водный режим ... 139
4.5. Фотосинтез ... 141
4.5.1. Распределение ассимилятов ... 141
4.5.2. Посев как фотосинтезирующая система ... 143
4.5.3. Изменения элементов фотосинтетической деятельности посева по периодам вегетации и их влияние на формирование урожая ... 145
4.6. Дыхание и его роль в продукционном процессе ... 148
4.7. Азотфиксация и азотное питание растений ... 151
4.7.1. Симбиотическая фиксация азота бобовыми культурами ... 151
4.7.2. Накопление азота посевом ... 153
4.7.3. Источники азота для развивающихся плодов ... 155
4.8. Минеральное питание ... 156
4.8.1. Элементы минерального питания ... 156
4.8.2. Содержание элементов минерального питания в растениях и потребление питательных веществ ... 159
4.9. Особенности формирования урожая семян ... 162
4.9.1. Цветение и формирование плодов и семян ... 162
4.9.2. Формирование, налив, созревание плодов и семян ... 166
4.9.3. Число плодов, семян на единице площади и масса 1000 семян ... 169
4.9.4. Урожай семян и сбор протеина с урожаем биомассы и семян ... 171
4.10. Химический состав и качество урожая ... 173
4.11. Потенциальная продуктивность и пути улучшения зернобобовых культур ... 174
Контрольные вопросы и задания ... 176
Глава 5 ПОДСОЛНЕЧНИК ... 177
5.1. Рост и развитие растений ... 177
5.2. Водный режим ... 182
5.3. Фотосинтетическая деятельность ... 186
5.4. Особенности дыхания тканей и органов подсолнечника ... 187
5.5. Минеральное питание ... 190
5.6. Биосинтез запасного жира в семенах ... 195
5.7. Оптимальный фенотип растения и продукционный процесс в агроценозах ... 198
5.8. Продуктивность и качество урожая ... 203
5.9. Биотехнология подсолнечника ... 206
5.10. Реакция подсолнечника на поражение патогенами ... 209
Контрольные вопросы и задания ... 212
Глава 6 ЛЕН ... 213
6.1. Систематика и морфология ... 213
6.2. Льняное волокно ... 216
6.2.1. Морфология льняного волокна ... 216
6.2.2. Клеточная стенка — основная составляющая льняного волокна ... 217
6.3. Онтогенез, рост и развитие растений ... 218
6.3.1. Фенологические фазы ... 218
6.3.2. Точка слома — морфологический индикатор изменения стадии развития волокна ... 220
6.3.3. Кривая роста и динамика изменения сухой массы ... 220
6.4. Морфофизиология образования волокна ... 220

6.4.1. Дифференциация волокон ... 221
6.4.2. Удлинение волокон ... 222
6.4.3. Утолщение клеточной стенки и созревание волокон ... 222
6.4.4. Значение периода быстрого роста растений для формирования волокна ... 224
6.5. Состав льняного волокна ... 224
6.5.1. Целлюлоза ... 225
6.5.2. Нецеллюлозные полисахариды ... 226
6.5.3. Лигнин и другие фенольные соединения ... 230
6.5.4. Липиды, воск и другие органические соединения ... 230
6.5.5. Неорганические соединения ... 231
6.6. Фотосинтетическая деятельность ... 231
6.6.1. Динамика формирования поверхности листьев, индекс листовой поверхности, фотосинтетический потенциал ... 231
6.6.2. Содержание хлорофилла ... 232
6.6.3. Интенсивность фотосинтеза ... 232
6.6.4. Чистая продуктивность фотосинтеза ... 233
6.7. Интенсивность и направленность оттока ассимилятов ... 234
6.8. Дыхание ... 235
6.9. Биосинтез компонентов льняного волокна ... 236
6.9.1. Источники субстратов для формирования компонентов льняного волокна ... 237
6.9.2. Метаболические пути образования компонентов льняного волокна ... 238
6.9.3. Роль различных органелл в образовании компонентов льняного волокна ... 239
6.10. Основные виды льнопродукции ... 240
6.11. Основные этапы переработки волокнистого сырья льна ... 241
6.12. Качество льняного волокна ... 243
6.13. Болезни льна ... 244
6.14. Устойчивость к полеганию ... 244
6.15. Влияние внешних факторов на составляющие продукционного процесса, величину и качество урожая ... 249
6.15.1. Минеральное питание ... 249
6.15.2. Условия освещения ... 255
6.15.3. Температура ... 257
6.15.4. Влажность почвы. Атмосферная и почвенная засуха ... 257
6.16. Направления селекции льна и использование в ней физиологических показателей ... 260
6.17. Биотехнология льна ... 265
Контрольные вопросы и задания ... 266
Глава 7 САХАРНАЯ СВЕКЛА ... 267
7.1. Анатомо-морфологические особенности растений первого года жизни ... 268
7.2. Фазы онтогенеза растений первого года жизни ... 272
7.3. Водный режим ... 274
7.4. Формирование и активность фотосинтетического аппарата ... 276
7.5. Темновое дыхание ... 283
7.6. Донорно-акцепторные отношения ... 284
7.7. Продукционный процесс ... 286
7.8. Качество урожая ... 293
7.9. Растения второго года жизни ... 294
7.10. Биотехнология свеклы ... 296
Контрольные вопросы и задания ... 298
Глава 8 КАРТОФЕЛЬ ... 299
8.1. Морфофизиологические особенности, рост и развитие растений ... 299
8.2. Формирование и функциональная активность фотосинтетического аппарата растений ... 306
8.3. Водный режим ... 308
8.4. Фотосинтез ... 311
8.5. Дыхание ... 315
8.6. Минеральное питание ... 320
8.7. Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам ... 324
8.8. Генетико-селекционное улучшение картофеля ... 327
8.9. Урожай и его качество ... 329
Контрольные вопросы и задания ... 334
ЛИТЕРАТУРА ... 335